

SÉRIE A, N° 3091.
N° D'ORDRE: 3963.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madeleine OBATON

Première thèse : LES LIANES LIGNEUSES A STRUCTURE ANORMALE DES FORÊTS DENSES D'AFRIQUE OCCIDENTALE.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 5 Décembre 1957 devant la commission d'examen.

MM. MANGENOT	<i>Président.</i>
CHOUARD	} <i>Examineurs.</i>
CHADEFAUD	

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1960

SÉRIE A, N° 3091.
N° D'ORDRE: 3963.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madeleine OBATON

Première thèse : LES LIANES LIGNEUSES A STRUCTURE ANOR-
MALE DES FORÊTS DENSES D'AFRIQUE OCCIDENTALE.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 5 Décembre 1957 devant la commission d'examen.

MM. MANGENOT *Président.*

CHOUARD } *Examineurs.*
CHADEFAUD }

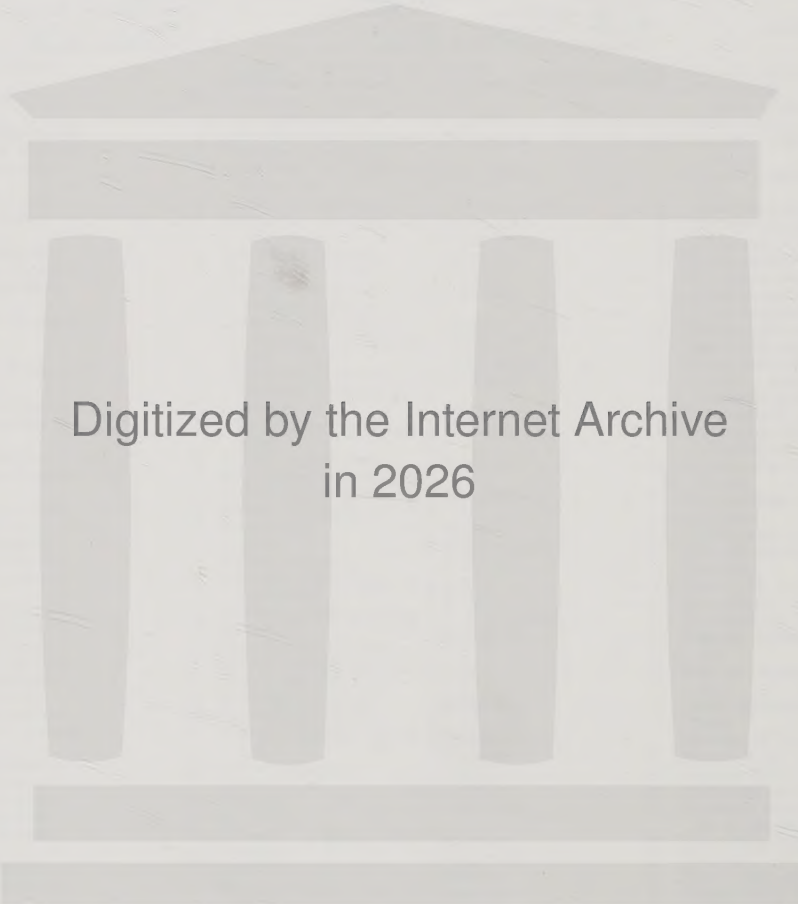


PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1960



Digitized by the Internet Archive
in 2026

LES LIANES LIGNEUSES A STRUCTURE ANORMALE DES FORÊTS DENSES D'AFRIQUE OCCIDENTALE

Par Madeleine OBATON

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	3
HISTORIQUE	7

PREMIÈRE PARTIE: LES PRINCIPAUX TYPES DE STRUCTURES ANORMALES.

Chapitre I. — Tiges aplaties (<i>Landolphia owariensis</i>) et tiges lobées (<i>Combretum dolichopetalum</i>)	20
— II. — Tiges sillonnées (<i>Salacia bipindensis</i>).....	22
— III. — Tiges ponctuées (<i>Strychnos densiflora</i>)	27
— IV. — Tiges à anneaux concentriques (<i>Salacia cornifolia</i>)	33
— V. — Tiges à bois déchiré (<i>Iodes liberica</i>)	41
— VI. — Tiges à bois dispersé (<i>Afromendonia iodoides</i>)	58
— VII. — Tiges à faisceaux périphériques (<i>Paullinia pinnata</i>)	74

DEUXIÈME PARTIE: RÉPARTITION DES STRUCTURES.

Chapitre I:

A. Familles de lianes dont les espèces étudiées sont normales.....	88
B. Familles prêtant à discussion : Pipéracées, Composées	88

Chapitre II. — Familles de lianes de la Côte-d'Ivoire à structures anormales. 91

Urticacées (91) ; Aristolochiacées (92) ; Ménispermacées (92) ; Conna-
racées (95) ; Mimosacées (99) ; Papillonacées (100) ; Malpighiacées (104) ;
Hippocratéacées (107) ; Icacinacées (119) ; Sapindacées (134) ; Ampélidacées
(134) ; Passifloracées (141) ; Combrétacées (146) ; Loganiacées (149) ; Apo-
cyanacées (157) ; Asclépiadacées (157) ; Convolvulacées (158) ; Acanthacées
(166) ; Rubiacées (176).

TROISIÈME PARTIE: CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

<i>Chapitre I.</i> — Anomalies et Taxonomie	186
A. Rapports entre la répartition des anomalies et la distribution systématique	186
B. Degré de spécificité des anomalies	190
<i>Chapitre II.</i> — Anomalies et biologie	192
A. Répartition des anomalies suivant le type biologique	192
B. Anomalies et racines	194
C. Anomalies et plantes dressées.....	195
D. Anomalies propres aux lianes	202
<i>Chapitre III.</i> — Causalité des anomalies	203
A. Augmentation du diamètre des vaisseaux	203
B. Influence de la lumière	205
C. Croissance unilatérale	207
D. Fragmentation du bois	209
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	211
BIBLIOGRAPHIE	215

INTRODUCTION

Les lianes, dont les troncs souples grimpent jusqu'au faite des plus hauts arbres, sont très nombreuses sous le climat subéquatorial et constituent, avec les épiphytes, les éléments les plus caractéristiques des forêts denses. Elles sont sans intérêt pour les forestiers qui, même, s'acharnent à les détruire, aussi sont-elles mal connues. Leur inventaire est encore loin d'être fait.

M. le Professeur G. MANGENOT s'est intéressé aux lianes au cours de ses prospections nombreuses et approfondies des forêts denses de la basse Côte-d'Ivoire et a bien voulu nous confier l'étude de ces végétaux si énigmatiques et si passionnants dont il était indispensable de bien connaître la structure avant d'entreprendre sur eux des travaux plus approfondis.

Notion de liane et limites du sujet. — Une liane est un végétal dont la tige, aux entrenœuds très allongés, croît très rapidement, elle ne peut se tenir dressée et s'accroche à tout ce qui l'entoure.

Sous les tropiques et dans les pays tempérés, de nombreuses plantes herbacées répondent à cette définition (*Phaseolus*, *Convolvulus*, par ex.). Il existe aussi des Fougères à port de liane, les *Lygodium*. Tous ces végétaux sont exclus du cadre de ce mémoire qui concerne les *lianes ligneuses*.

Parmi les Phanérogames, les lianes existent chez les Monocotylédones et les Dicotylédones. Les forêts denses abritent des lianes monocotylées : les *Culcasia*, les Palmiers-lianes (*Calamus*, *Eremospatha*, *Ancistrophyllum*), par ex., mais ces plantes à faisceaux naturellement isolés n'ont pas une structure différente de celle des autres Monocotylédones et ne peuvent être considérées comme ligneuses.

D'autres végétaux des forêts denses intertropicales utilisent des tuteurs : certaines épiphytes, tels les *Ficus*, germent sur une branche, puis envoient leurs racines jusqu'au sol en enlaçant complètement le tronc de leur support qu'elles finissent par étouffer. Mais, dans ce cas, les tiges sont dressées, il ne s'agit donc pas de liane. Il existe des lianes épiphytes, mais, plus généralement, les lianes sont enracinées dans le sol dès la germination.

Les structures anormales auxquelles nous nous sommes limitée sont celles, très variées, des lianes ligneuses dicotylées.

Notion de structure anormale. — Il est difficile de définir une structure anormale autrement que par opposition avec ce que l'on convient d'appeler structure anatomique normale d'une Dicotylédone. Sous les climats tempérés, la plupart des plantes vivaces s'accroissent en épaisseur sous

l'action d'un cambium circulaire qui produit régulièrement, et d'une façon continue, du bois sur sa face interne et du liber sur sa face externe. De nombreuses Dicotylédones des forêts intertropicales, et plus particulièrement les arbres et arbustes, augmentent aussi leur diamètre par ce processus.

Dans le cas d'une structure anormale, l'activité du cambium libéro-ligneux est irrégulière; aussi dans les tiges et les racines, le bois n'apparaît-il pas comme un cylindre de diamètre constant recouvert régulièrement par une couche de liber, mais ce cylindre est plus ou moins lobé, brisé en divers fragments, scindé en plusieurs cylindres concentriques ou non.

Des anomalies dues à une activité irrégulière de la zone cambiale libéro-ligneuse existent dans les tiges et, plus souvent, les racines de végétaux des régions tempérées (*Rheum*, les Centrospermées, par ex.), mais elles sont particulièrement nombreuses et caractéristiques parmi les lianes des forêts denses.

Plan de l'exposé. — Au cours du xix^e siècle et au début du xx^e, de nombreux botanistes ont eu l'occasion d'observer les anomalies anatomiques des lianes rapportées principalement d'Amérique du Sud par les explorateurs. Nous exposerons leurs résultats par ordre chronologique en distinguant une première phase de pure description des anomalies dans les tiges adultes, puis une phase d'histogenèse accompagnée d'essais d'explication causale.

Nos observations sur les lianes des forêts denses de Côte-d'Ivoire feront l'objet de trois parties. La première sera réservée à une description détaillée des principaux types d'anomalies rencontrés. Nous rechercherons ensuite la répartition des anomalies à travers les familles récoltées. Puis, dans la troisième partie, nous établirons un parallélisme entre les anomalies des tiges et des racines, nous comparerons ces anomalies avec celles observées chez des plantes herbacées ou ligneuses n'ayant pas un port de liane, nous en déduirons les structures anatomiques propres aux lianes et rechercherons leur causalité.

Terminologie. — *Bois* : Nous considérons comme bois tout tissu lignifié formé par une zone cambiale et dans lequel il est possible de mettre en évidence des vaisseaux. Outre les vaisseaux, le bois étant constitué de fibres, de parenchyme et de rayons, ces tissus peuvent être plus ou moins lignifiés et même rester presque uniquement cellulósiques.

Bois axial : Ce bois, le premier formé après les faisceaux primaires, est au contact de la moelle et renferme des vaisseaux d'un petit calibre.

Bois périaxial : Ce bois se différencie seulement après un certain accroissement en épaisseur de la tige, il est généralement beaucoup moins dense que le bois axial et a de plus gros pores.

Liber : Tissu secondaire contenant des tubes criblés, quelle que soit sa position dans la tige.

Anneau libéro-ligneux : Désigne le cylindre des tissus conducteurs observé

en coupe transversale. Nous employons aussi les expressions *anneau de bois* et *anneau de liber*.

De même, les expressions *ilot libérien* ou *ilot criblé* correspondent à la section transversale de cordons de tissu criblé d'origine primaire ou secondaire.

Un *ilot de liber interligneux* est la coupe transversale de l'un quelconque de ces cordons libériens développé au sein du bois et entièrement entouré par lui.

Un *ilot de liber intraligneux* est la coupe d'un semblable cordon libérien, mais développé à la face interne de l'anneau de bois axial.

Nous employons parfois l'expression *tissu centripète*, au lieu de « tissu à différenciation centripète », c'est-à-dire obligatoirement formé sur la face externe d'un cambium. De même, un *tissu centrifuge* est un « tissu à différenciation centrifuge » produit par la face interne d'un cambium.

Au cours de l'accroissement secondaire normal d'un axe de Dicotylédone, le bois a une différenciation centrifuge et le liber une différenciation centripète, nous appelons *faisceaux directs* les faisceaux ainsi développés. Il arrive que des faisceaux soient disposés en sens inverse : le liber ainsi produit par la face du cambium tournée vers le centre de la tige a une différenciation centrifuge ; le bois formé par l'autre face a une différenciation centripète. Les faisceaux qu'ils constituent sont alors des *faisceaux inverses*.

Pour le *péricycle*, nous avons adopté la définition donnée par BOUREAU (1955, p. 235) : « C'est, dans une tige ou une racine, un tissu formé de plusieurs couches cellulaires, situé entre l'endoderme et l'appareil conducteur... Dans la plupart des tiges sans endoderme des Gymnospermes et des Dicotylédones, il n'est pas possible de le mettre en évidence. La délimitation de cette zone est donc quelquefois difficile. Il s'agit d'un terme commode qui permet de désigner une région externe du cylindre central de la tige des Gymnospermes et Dicotylédones, généralement invascularisée ». Nous ajouterons que le péricycle est un tissu primaire, mais dont l'épaisseur peut s'accroître par division de ses cellules et que ses parois cellulaires peuvent être cellulósiques ou lignifiées. Il arrive fréquemment que les assises externes soient lignifiées, tandis que les internes sont cellulósiques.

Dans tous nos schémas, les divers tissus sont représentés suivant les signes conventionnels adoptés par METCALFE et CHALK (1951). Nous les avons parfois complétés, comme suit, lorsque cela était nécessaire :

1° Une limite nette entre le bois axial et le bois péri-axial est indiquée par une ligne continue.

2° Lorsqu'il est nécessaire de bien mettre en évidence le bois axial, il est schématisé par des hachures droites.

3° Un péricycle dont les fibres ont des parois épaisses, mais non imprégnées de lignine, est représenté par des hachures obliques moins serrées que celles correspondant au parenchyme.

Les figures qui représentent des fragments* de sections transversales ont une orientation telle que l'écorce se trouve toujours vers le haut, la moelle vers le bas.

Les recherches exposées dans ce mémoire ont été poursuivies au laboratoire de la Chaire de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences de Paris, puis à l'Institut d'Enseignement et de Recherches Tropicales d'Adiopodoumé (Côte-d'Ivoire).

Nous tenons à nous acquitter ici de la grande dette de reconnaissance contractée envers notre maître, M. le Professeur G. MANGENOT, directeur de ces laboratoires. Après nous avoir fait l'honneur de nous compter au nombre de ses élèves, il n'a pas cessé de nous prodiguer ses encouragements et nous a donné la grande joie de connaître la forêt dense éburnéenne.

Nous nous faisons un agréable devoir de remercier M. le Professeur R. COMBES, membre de l'Institut, directeur honoraire de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, de nous avoir permis de séjourner pendant de nombreux mois à Adiopodoumé.

Nous sommes heureuse d'exprimer notre vive reconnaissance à M. le Professeur A. PIROT, ancien directeur de l'Institut des Hautes Études de Dakar, qui a rendu possible notre voyage en Côte-d'Ivoire.

Nous exprimons notre gratitude à MM. les Professeurs P. CHOUARD et M. CHADEFAUD qui ont bien voulu accepter de faire partie du jury de notre thèse. M. le Professeur M. CHADEFAUD s'est intéressé à notre travail au titre du Centre National de la Recherche Scientifique, il nous a conseillée et encouragée, nous l'en remercions vivement.

Que toutes les personnes qui, par leurs conseils éclairés, ont facilité notre travail veuillent bien accepter ici l'expression de toute notre reconnaissance.

L'amitié des chercheurs des laboratoires de Paris et d'Adiopodoumé nous a été très précieuse et nous remercions tout particulièrement ceux qui ont répondu avec empressement à nos demandes de matériel végétal après notre retour à la Métropole.

HISTORIQUE

MIRBEL est le premier à avoir signalé la présence d'anomalies dans une tige en étudiant, en 1828, un *Calycanthus floridus*, arbrisseau cultivé à Versailles. La tige de cette plante présente, extérieurement, quatre saillies qui renferment quatre faisceaux vasculaires.

A la suite de cette première découverte d'une structure différente de celle considérée comme la structure normale d'une Dicotylédone, des anomalies ont été trouvées dans les tiges grimpantes, mais il en a été signalé aussi dans des racines ou des végétaux dressés (herbes, arbustes ou arbres). Toutefois, nous limiterons aux lianes l'analyse des publications faites sur les structures anormales.

Première période : la constatation des anomalies.

GAUDICHAUD a rapporté du Brésil des échantillons de tiges de lianes. En 1833, il a observé lui-même des Bignoniacées, Sapindacées, Aristolochiacées, Malpighiacées et Légumineuses. Chez les Bignoniacées, « les vaisseaux ligneux sont rangés en quatre séries très distinctes et souvent en croix de Malte séparées par des couches de liber » ; mais il a déduit de cette disposition du liber qu'il avait la possibilité de se transformer en bois. Dans certaines espèces de Sapindacées, les vaisseaux sont disposés en faisceaux libres, les tiges semblent alors composées de plusieurs tiges. Il constate que les Légumineuses grimpantes ont des tiges déprimées, rubanées. Les Malpighiacées ont une circonférence festonnée, certaines espèces (*Banisteria*) ont même le massif ligneux pénétré par de profonds sillons libériens qui parviennent parfois à la moelle et séparent le bois en lanières. Mais, de toutes ces structures, GAUDICHAUD n'a donné que des schémas et des descriptions très rapides.

En 1843, de JUSSIEU fait une monographie des Malpighiacées. Il a vu le bois de *Tetrapteris* divisé en segments séparés par « des fissures remplies d'un tissu qui mettait la substance corticale en rapport direct avec la moelle ». D'autre part, il a observé dans la cavité médullaire, la présence de faisceaux ligneux secondaires. Il a donc vu le déchirement du bois propre aux lianes, la présence d'un tissu de remplissage et même l'apparition de faisceaux secondaires dans la moelle. Mais il constate seulement ces phénomènes sans en analyser l'évolution et, par conséquent, sans en comprendre la signification.

En 1846, METTENIUS constate chez une Bignoniacée que la structure

anormale est due à une activité irrégulière du cambium : en certains points, il produit plus de liber, en d'autres plus de bois. Cette introduction du rôle du cambium dans l'étude d'une structure anormale marque un premier essai d'analyse du phénomène.

CRUGER (1850, 1851) observe des plantes grimpantes appartenant à diverses familles et reconnaît que beaucoup d'entre elles ne présentent pas la moindre anomalie. Dans les tiges anormales aplaties ou anguleuses, le nombre des côtes dépend de la disposition des feuilles.

En 1858, paraît un important mémoire de NÆGELI sur l'accroissement de la tige et de la racine dans lequel il cite deux groupes de tiges à structure anormale : les unes ont des cercles successifs de cambium dans l'écorce secondaire, les autres dans l'écorce primaire.

SCHLEIDEN (1861) apporte une observation nouvelle : les tiges de lianes ne présentent aucune anomalie la première année.

Deuxième période : les problèmes d'histogenèse sont abordés.

Toutes les observations avaient été faites sur des échantillons secs et provenant de régions indéterminées de la plante. Aussi, NETTO, en 1863, a-t-il repris cette étude sur des lianes fraîches du Brésil. Ceci lui a permis de connaître la genèse de quelques structures anormales et de décrire trois classes de lianes. Dans les deux premières, une tige centrale est entourée de formations libéro-ligneuses périphériques. Mais, dans la première catégorie, les formations périphériques apparaissent dès l'origine de la tige (*Serjania Dombeyana*), tandis que, dans la seconde, la « tige centrale » est déjà complètement formée lorsque apparaissent les « tiges rudimentaires périphériques » (*Serjania*, *Paullinia*). Il note un fait encore inconnu : « La reproduction par l'écorce des centres ligneux primaires de nouveaux centres ligneux » (à cette époque, le terme « écorce » englobe tous les tissus extérieurs à la zone génératrice, et, en particulier, le liber et le péricycle).

Il a donc observé l'apparition plus ou moins tardive de massifs vasculaires au sein de tissus parenchymateux : le liber du massif libéro-ligneux central est formé de couches de tissu criblé alternant avec des couches de « parenchyme chlorophyllien », des cellules de ce parenchyme se cloisonnent et se transforment en prosenchyme, puis en fibres ; le tissu criblé des nouveaux faisceaux conducteurs ainsi formés appartient au liber du faisceau central.

Dans sa troisième classe de lianes, les tiges sont aplaties ou lobées par suite de « l'arrêt de la force génératrice vers les deux côtés (écorce et bois) » en deux points opposés de la périphérie de la tige ou en plusieurs points équidistants (type *Bauhinia*, *Acacia*).

Dans sa monographie des Bignoniacées (1864), BUREAU cite la pénétration du liber dans le bois sous forme de sillons dont le nombre à l'origine est fixe pour une espèce. De nouveaux sillons apparaissent entre les précédents au fur et à mesure que la tige s'épaissit. Il observe l'apparition

de faisceaux libéro-ligneux dans l'écorce de *Bignonia capreolata*. Dans cette plante, le bois central se fragmente, et l'intervalle entre les faisceaux ainsi que la cavité médullaire agrandie se remplissent d'un tissu semblable à celui des « couches herbacées ». Ce phénomène de déchirement du bois (qui est une des principales caractéristiques des lianes) avait déjà été cité par de JUSSIEU à propos de *Tetrapteris*, mais ni l'un ni l'autre ne donnent d'explications. Il a constaté l'existence des mêmes anomalies dans les racines.

Une nouvelle publication de NETTO (1865) ajoute peu de choses à ce qui a déjà été dit. Il conclut ainsi : « On peut toujours ramener les tiges des lianes d'une structure bizarre, quel que soit le degré de leur anomalie, au type primitif des Dicotylédones, si, en les étudiant par ordre, on les classe tellement qu'elles se trouvent rangées en chaînons et forment une échelle d'espèces depuis les plus rapprochées jusqu'aux plus éloignées de ce type. Quelle que soit la structure anormale des lianes, la formation et l'arrangement des diverses parties de leurs tiges peuvent s'expliquer soit par un défaut d'équilibre de la force génératrice dans les deux zones correspondant au bois et à l'écorce : *Serjania*, *Paullinia*, *Cocculus*, etc., soit par la distribution inégale du tissu générateur à la périphérie de l'aubier, dès l'âge le plus jeune de la tige : *Acacia*, *Bauhinia*, *Convolvulus*, etc. » (p. 115). Il ne connaît donc pas ce déchirement du bois qui venait d'être cité par BUREAU.

En 1866, MUELLER constate que beaucoup de plantes grimpantes sont remarquables par la structure exceptionnelle de leur tige, et termine son article par quelques considérations sur les relations qui existent entre la structure et le mode de vie des plantes étudiées, mais il ne peut approfondir ce problème, ne faisant pas d'observations microscopiques. Dès cette époque, il y a donc un essai de compréhension des structures anormales.

Troisième période : les premières descriptions raisonnées.

Ce n'est qu'en 1881 que WESTERMAIER et AMBRONN ouvrent une ère nouvelle en essayant d'expliquer les phénomènes. Ils estiment qu'il existe des relations étroites entre la structure anatomique et les fonctions d'une cellule ou d'un système de cellules et que, pour déterminer la nature de ces relations et les conséquences qui en découlent, il faut recourir à l'anatomie comparée. Des anomalies existent fréquemment chez les plantes grimpantes, les recherches antérieures l'ont montré, mais comment les expliquer ? Ils concluent : les éléments conducteurs sont de grand calibre, ce qui permet le transport de la sève à de grandes distances ; d'autre part, ils sont protégés contre les fortes pressions latérales que subissent les lianes (présence de liber dans le bois).

Quelques années plus tard (1886), HÉRAIL reprend cette question : il prétend chercher « à déterminer les causes de chaque anomalie, leur raison d'être physiologique et les rapports que présente chacune d'elle avec le mode de vie ». Pour cela, il fait une étude d'ensemble des structures anor-

males, tandis que les observations des auteurs précédents n'avaient porté que sur un petit nombre d'espèces. Il a compris que, « sans se contenter d'observer la tige dans un état de complet développement, il fallait la considérer dès le moment de son apparition, en suivre les modifications successives, jusqu'à la complète formation de tous les tissus... suivre attentivement le développement des organes, mais observer encore la structure comparée des plantes voisines vivant dans des conditions différentes. Ce double point de vue avait été complètement négligé jusqu'ici » (p. 1).

HÉRAIL classe les structures anormales suivant le tissu qui est à leur origine : les parenchymes corticaux et médullaires, le péricycle, l'assise génératrice libéro-ligneuse.

Anomalies de l'écorce. — Les faisceaux isolés décrits par lui dans l'écorce primaire ne correspondent pas à des structures de lianes. Des faisceaux apparaissent aussi dans l'écorce secondaire de quelques Ménispermacées, Légumineuses et Aristolochiacées.

Anomalies du péricycle. — Des faisceaux libéro-ligneux sont formés par un méristème péricyclique chez les Calycanthacées, Chénopodiacées, Phytolaccacées, Nyctaginacées et Aizoacées, mais nous n'insisterons pas sur cette structure, car très peu de ces plantes sont des lianes.

Anomalies de l'assise génératrice libéro-ligneuse. — Ces anomalies se rencontrent parfois chez des plantes dressées, mais elles sont très fréquentes chez de nombreuses lianes où elles peuvent prendre des aspects variés. L'activité irrégulière du cambium provoque la formation de tiges lobées ou aplaties (Légumineuses), ou la pénétration de lobes de liber à l'intérieur du bois (Bignoniacées).

C'est aussi à ce type d'anomalie qu'appartiennent les Strychnées : tous les *Strychnos* grimpants ou dressés ont leur bois ponctué d'îlots libériens. MULLER, puis DE BARY et VAN TIEGHEM ont cru que le cambium produisait alternativement du bois et du liber sur sa face interne. Mais HÉRAIL a montré que le liber était produit normalement sur la face externe du cambium. Des fragments de cambium cessent de former du bois tout en continuant à produire du liber, mais, tandis que ce phénomène se poursuit indéfiniment dans le cas de la formation des sillons libériens des Bignoniacées, chez les *Strychnos* il est limité. L'activité unilatérale du cambium baisse sur les bords du sillon et gagne de proche en proche jusqu'au point le plus inférieur, l'accroissement de la masse libérienne s'atténue donc progressivement, puis les deux bords de la portion interrompue de l'assise ligneuse vont à la rencontre l'un de l'autre au moyen de division de cellules non épaissies du péricycle : le cambium de nouveau continu forme du bois qui recouvre la masse libérienne.

Chez les Acanthacées (*Heracensis coccinea* et *Thunbergia grandiflora*). VESQUE, en 1875, avait admis que le cambium pouvait donner alterna-

tivement du bois et du liber. Ici encore, HÉRAIL a montré que le cambium produisait toujours le liber uniquement sur sa face externe. Le phénomène d'inclusion des massifs libériens dans le bois est proche de celui des *Strychnos* : l'assise génératrice forme en face de chacun des faisceaux primaires, du bois à très gros éléments, par sa face interne, de petites quantités de liber sur sa face externe ; cette même assise donne, dans l'intervalle des faisceaux primaires, très peu de bois à sa face interne, beaucoup de liber à sa face externe ; l'assise génératrice est ainsi repoussée au dehors en certains points, ses divers fragments se séparent, puis les plus extérieurs se réunissent par des cloisonnements du péricycle en une nouvelle assise continue qui fonctionne à son tour comme la précédente.

Anomalies de la moelle. — Du liber prend naissance aux dépens des cellules de la moelle, son apparition est postérieure à celle du faisceau (sauf dans les faisceaux bicollatéraux des Cucurbitacées). Cette anomalie de la présence des massifs criblés dans la moelle existe dans de nombreuses familles et n'a pas de relations avec le port de la plante. Parfois, un cambium apparaît sur la face externe de ce liber et produit beaucoup plus tard du bois. Ces faisceaux médullaires, toujours inverses, existent chez des Bignoniacées, Polygonées, Acanthacées et Campanulacées. HÉRAIL les a étudiés dans un grand nombre d'espèces, mais il n'est pas le premier à les avoir observés.

Les conclusions de ces premières observations vont à l'encontre de la croyance générale à son époque que « les plantes volubiles ou grimpantes, les lianes, en un mot, avaient le privilège de ces phénomènes particuliers, et il est facile de comprendre qu'il en ait été ainsi. En effet, bien des lianes sont anormales, et de plus elles présentent des anomalies si singulières et surtout si frappantes qu'elles sautent immédiatement aux yeux et qu'il n'est nul besoin d'observation anatomique pour les apercevoir. Mais, à côté de ces lianes, il est d'autres plantes grimpantes ou volubiles qui n'offrent aucune particularité de structure... En second lieu, bien des plantes à port ordinaire ont une structure qui échappe à la régularité commune. Je me contenterai de citer, à ce point de vue, toutes les Chénopodiacées, les Nyctaginacées, certains *Phytolacca*, les *Mesambryanthemum*, certaines espèces de Campanulacées, de *Sempervivum*. D'un autre côté, il peut arriver que certaines familles aient des représentants à port ordinaire et possédant une structure anormale, tandis qu'à côté certaines espèces volubiles sont parfaitement normales » (par ex. chez les Ménispermacées et les Polygonacées). De plus, « la même anomalie est souvent présentée par des plantes ayant les deux modes de vie » (*Strychnos*) (p. 94).

« Mais il est encore une preuve peut-être plus décisive que toutes celles que je viens de donner à l'appui de l'idée que je soutiens. En effet, on peut observer dans la racine de bien des plantes appartenant à des groupes différents, des anomalies analogues à celles de la tige. Ainsi, les Chénopodiacées et les Nyctaginacées présentent dans la racine la même anomalie que dans la tige. Certaines plantes normales, quoique volubiles, ont des

racines et des tiges souterraines anormales » (*Bryonia dioica*, *Ecballium elaterium*) (p. 95).

Les conclusions générales d'HÉRAIL sont que « l'unité de plan de structure de la tige persiste au milieu de toutes les modifications ou variations que subit cet organe. Les tiges jeunes sont presque toujours normales. La composition du bois est indépendante du mode de vie », mais, d'une façon générale, le diamètre des vaisseaux est relativement plus considérable dans les plantes volubiles et grimpantes que dans les plantes à port ordinaire (1886, p. 105). « Les anomalies de structure de la tige sont absolument indépendantes du mode de vie de la plante; rien ne permet aujourd'hui d'en déterminer les causes » (1885, p. 307).

En 1891, VAN TIEGHEM, dans son traité de Botanique, reprend cette question, mais n'apporte aucun élément nouveau et ne fait pas remarquer, plus qu'HÉRAIL, que certaines anomalies n'existent que chez les lianes. Sa classification des structures anormales est certainement inspirée de celle d'HÉRAIL, mais il distingue des faisceaux surnuméraires secondaires et des tertiaires suivant qu'ils proviennent d'un cambium apparu dans un tissu primaire (écorce, péricycle, moelle) ou d'un tissu secondaire (phelloderme, liber, bois). Il a, en particulier, observé la production d'arcs libéro-ligneux tertiaires dans le parenchyme libérien de la Glycine, au contact du support, et pense que cette production de faisceaux dans le liber secondaire existe chez d'autres plantes, volubiles ou non, pas encore étudiées (p. 829). De même, il peut se produire des faisceaux tertiaires dans des bois à parenchyme ligneux abondant : le parenchyme conserve son activité et augmente son volume en agrandissant et cloisonnant ses cellules, ce qui produit une fragmentation du bois ; des assises tertiaires apparaissent dans ce parenchyme au contact du bois. VAN TIEGHEM ne cite que des lianes comme exemples de cette structure, mais il ne fait pas remarquer qu'elle leur est propre.

En 1893, SCHENCK fait paraître un volume très important sur la Biologie et l'Anatomie des lianes en prenant comme principaux exemples des espèces brésiliennes. Dans une première partie, il décrit les différents types biologiques : lianes étayées, fixées par leurs racines, volubiles et à vrilles. Puis il fait une étude détaillée de chaque famille dans laquelle il passe en revue toutes les espèces à port lianescent en décrivant leurs structures normales ou anormales. La classification des lianes en quatre groupes biologiques ne correspond pas à celle d'après la construction anatomique des tiges. C'est cependant parmi les lianes les plus évoluées, les volubiles et celles à vrilles que l'on trouve la plus grande complication dans la répartition du bois et du liber et les lianes fortement tordues ont, en général, une très forte anomalie. Mais il n'existe pas un type anatomique déterminé correspondant à chaque type biologique et, dans chacun d'eux, on trouve tous les degrés possibles d'anomalies depuis les tiges normales jusqu'à la plus grande complication de structure.

Ce travail est une mise au point de ce qui était connu à l'époque sur les lianes, mais il apporte un élément nouveau en cherchant les rapports de la

biologie des lianes et de la complication de leurs structures avec l'évolution.

D'autre part, SCHENCK fait remarquer certaines particularités propres aux lianes, alors que ses prédécesseurs n'avaient pas attiré l'attention sur leur exclusivité. Il s'agit, par exemple, du découpage du bois en cordons par un parenchyme ligneux abondant et du passage brusque, chez toutes les lianes, du bois axial à très petits pores au bois périaxial à gros pores. Il explique ce dernier phénomène par la biologie : des rameaux à feuilles très réduites poussent rapidement, leur évaporation est très faible, les besoins en eau sont donc presque nuls, les pores sont rares et ont un diamètre très faible; mais, lorsque les rameaux chercheurs se sont fixés et ont atteint leur taille définitive, ils se ramifient et leur frondaison se développe, les besoins en eau sont alors brusquement très forts et les vaisseaux à gros calibre apparaissent.

Chez toutes les lianes, les anomalies se manifestent secondairement à une époque plus ou moins tardive au cours de la croissance en épaisseur. Seule, l'anomalie des Sapindacées apparaît avec la différenciation de l'extrémité de la tige. La lumière a certainement une influence sur la date d'apparition de la structure : des lianes de pleine lumière ont un bois plus dense et l'anomalie s'y produit plus tardivement. Il cite, à ce sujet, des espèces de Bignoniacées qui croissent dans des stations ensoleillées d'Arabie et se distinguent par un bois dense, des vaisseaux étroits et des sillons ligneux peu profonds. SCHENCK admet que les facteurs externes ont eu une influence, à une époque quelconque, sur le végétal, modelant une structure qui se serait fixée. Il admet de même que la croissance excentrique unilatérale serait due primitivement aux influences externes de pression contre un tuteur et deviendrait héréditaire.

Au cours des années qui suivirent cette très importante mise au point, il paraît des articles isolés sur une famille ou même sur une seule espèce. Ces travaux seront cités rapidement ici, car leur analyse sera reprise en détail lors de l'étude de chaque anomalie.

En 1893, GILG découvre un nouveau genre africain d'Acanthacées à structure caractéristique, le genre *Afromendonia* dont il décrit longuement deux espèces. Le bois de ces lianes est profondément lobé, puis il se fragmente, et un tissu de dilatation à formation rapide pénètre dans les fentes. Quelles sont les causes de la fragmentation et quelle est l'origine du tissu de dilatation ? GILG admet que la fissuration du bois est surtout provoquée par la pénétration du tissu de dilatation. Ce tissu est-il formé par un méristème né par suite d'une dédifférenciation des cellules du bois ou de la moelle, ou à partir de cellules pérимédullaires restées à l'état cambial, ou encore par le méristème libéro-ligneux ? WARBURG avait constaté, chez *Bauhinia* (p. 640), que l'éclatement du bois était provoqué par du parenchyme de dilatation d'origine méristématique venant de l'extérieur. SCHENCK s'est opposé à cette théorie et a prouvé que ce parenchyme était produit sur place par dédifférenciation des éléments du bois et de la moelle. GILG estime que, chez l'*Afromendonia*, les phénomènes sont semblables

à ceux décrits par WARBURG. D'après lui, le cambium médullaire provient aussi de l'extérieur.

A la suite de ces critiques, SCHENCK a repris ses observations (1895) et admet que, dans certains cas, le tissu de rupture peut provenir du méristème externe, comme l'a démontré WARBURG, mais que ce n'est pas un phénomène général et qu'il provient souvent d'îlots restés cellulotiques à l'intérieur du bois ou même, parfois, de la division de cellules peu lignifiées du bois et de la moelle (p. 582). Le cambium médullaire naît secondairement à partir de cellules parenchymateuses de la moelle, et la force qui produit la rupture du bois axial n'est pas due à des facteurs externes, mais à la croissance des faisceaux médullaires (p. 592).

M^{lle} TCHOUPROFF (1897) adopte cette théorie et la complète : « Les causes du fractionnement résident non seulement dans la formation des faisceaux médullaires, mais dans la poussée intense du tissu vivant aux deux limites du bois » (p. 365). Elle considère que le tissu qui remplit les ruptures est en tous points comparable à un tissu de cicatrisation de blessures.

Au cours d'une étude sur la végétation du Paraguay (1917), CHODAT observe des lianes à structures très anormales parmi les Malpighiacées et les Bignoniacées. Chez ces plantes, la masse ligneuse est divisée en un grand nombre de faisceaux noyés dans du parenchyme de dilatation très abondant. La tige devient ainsi « non seulement un câble, mais un réservoir à parenchyme abondant qui a pour effet d'isoler dans les tissus vivants les portions conductrices pour l'eau ». Il est tentant d'expliquer ces structures comme « une réponse adéquate au milieu » mais « il faut y voir bien plus un compromis, une résultante entre la réactivité spécifique et les sollicitations exercées soit par l'activité des racines, soit par celle des feuilles et enfin les phénomènes de tension auxquels sont évidemment soumises les lianes » (p. 82).

La structure en câble donne bien une certaine élasticité, mais elle n'est pas toujours en rapport avec la torsion autour d'un support, puisque, dans une liane à vrilles (comme *Bignonia unguis*), les torsions se sont faites au cours du développement, avant lignification complète de la liane. Les grosses tiges pendent librement du sommet des arbres, mais elles se déforment, car elles continuent à s'allonger par le haut, tout en étant fixées aux deux extrémités, « le câble se détend, retombe par son poids, ce qui se voit dans la forêt où ces longs serpents décrivent de singulières spirales dans leur trajet inférieur » (p. 236).

Un dernier traité concernant l'ensemble des structures anormales paraît en 1926, les lianes y occupent évidemment une grande place. Dans cet ouvrage, PFEIFFER distingue trois types principaux de structure chez les Dicotylédones (p. 205) :

1° L'activité du cambium s'arrête en certains points de sa périphérie (massif ligneux excentrique, lobé, interrompu) ;

2° L'accroissement se fait par l'action de cambiums successifs (anneaux de croissance, liber interligneux) ;

3° Le cambium se scinde en plusieurs anneaux qui, par leur activité individuelle, provoquent la formation, dans la tige, d'unités libéro-ligneuses isolées.

Toutes ces structures peuvent se compliquer au cours du vieillissement des tiges si des cellules déjà différenciées retrouvent leur activité de division ; elles forment alors des îlots qui exercent une grande force sur les tissus de leur entourage et provoquent leur rupture (p. 205).

PFEIFFER passe en revue toutes les théories qui permettraient d'expliquer ces formations anormales (1).

Il admet la théorie hormonale d'HABERLANDT (1921) pour la formation des méristèmes, mais remarque qu'elle s'adapte mal aux apparitions successives de méristèmes (p. 41).

Dans la *Differenzierungstheorie*, PFEIFFER admet qu'à un certain moment du développement d'un groupe de cellules il se produit une régression (PFEIFFER, 1923 *b*, p. 530, 1925 *c*), mais il reconnaît lui-même ne pas avoir donné de solution au problème qui est de connaître la cause de ce déséquilibre qui provoque l'apparition de nouveaux clivages.

La *Sufflaminierungstheorie* admet que la formation méristématique est précédée d'une accumulation d'assimilats et invoque comme agent actif la modification de la concentration chimique des sucres cellulaires (p. 15).

La *Fastigialtheorie* de PRIESTLEY (PEARSALL et PRIESTLEY, 1923, p. 189 et suiv.) fait intervenir dans les phénomènes de méristématisation la valeur du point isoélectrique des protéines protoplasmiques.

Mais PFEIFFER n'opte pour aucune de ces théories. Au contraire, il montre qu'elles se ramènent toutes à la dernière, car la concentration en ions H peut intervenir dans chacune d'elles.

Ces hypothèses essaient d'expliquer l'apparition de cambiums surnuméraires quel que soit le port de la plante, mais ne tiennent pas compte de la grande fréquence des anomalies chez les lianes, leur cause première reste encore à trouver. PFEIFFER admet, avec SCHENCK, qu'elles ont été provoquées à l'origine par des conditions externes, mais, dans l'état actuel du développement de ces végétaux, les structures sont fixées et ont des causes internes.

Cependant, en conclusion d'une étude sur les croissances anormales de *Mendoncia Velloziana* Mart. et *Afromendoncia Lindaviana* Gilg (2), NIESEMANN, en 1927, admet trois causes de fractionnement du bois (p. 37 et 38) :

1° Les flexions et torsions de la tige sur elle-même et sur son support, avec glissement longitudinal des faisceaux les uns par rapport aux autres ;

2° La tension tangentielle due au développement des flancs du bois périaxial ;

3° Les variations de l'humidité interne des troncs au cours desquelles

(1) Nous ne donnerons ici qu'un résumé très succinct de ces théories longuement analysées dans l'ouvrage de PFEIFFER : *Das abnorme Dickenwachstum*.

(2) Acanthacées dont les tiges et les racines présentent la structure typique du massif ligneux isé.

le parenchyme réagit seul et provoque la fissuration de l'anneau ligneux qui ne peut suivre ces mouvements rapides.

NIESEMANN admet aussi que la tension produite par l'apparition de faisceaux dans la moelle a une action sur la rupture de l'anneau ligneux de *Mendoncia*. Mais il ne faut attribuer à cette force supplémentaire qu'une faible part dans le phénomène général, car les faisceaux médullaires n'existent pas dans la tige d'*Afromendonia* où, pourtant, il se produit des scissions analogues.

Les travaux postérieurs ont été exécutés principalement par des auteurs anglais ou américains (CHALK et CHATTAWAY, 1937 ; RECORD, 1938, 1939, 1940 ; SMITH, 1940) et portent chaque fois sur une ou plusieurs familles dans lesquelles la description des lianes apparaît au même titre que celle des autres espèces et se borne à l'étude des éléments de leur bois.

COCKRELL fait exception en examinant les modalités d'apparition des îlots de liber interligneux de 150 espèces de *Strychnos* (COCKRELL, 1941 ; COCKRELL et MONACHINO, 1947).

MULLENDERS, en 1947, étudie l'origine du phloème interxylémien chez *Stylidium* et *Thunbergia* : son mémoire comporte un historique intéressant sur les îlots de liber interligneux.

Il est impossible de terminer cette étude récapitulative des travaux concernant les lianes sans citer le traité de METCALFE et CHALK, *Anatomy of the Dicotyledons* (1951), dans lequel les structures anormales sont rapidement décrites chaque fois qu'elles apparaissent dans une famille.

Considérations sur les travaux précédents.

Des problèmes variés ont donc été soulevés par les divers botanistes qui se sont intéressés aux lianes. Après la découverte des structures anormales dans les tiges, des chercheurs ont observé qu'il existait aussi des anomalies dans les racines et que certaines lianes étaient entièrement normales. Ils ont décrit trois types principaux d'anomalies chez les Dicotylédones : arrêt de l'activité du cambium en certains points de sa périphérie, activité de cambiums successifs, scission du cambium en divers fragments. Ces anomalies n'existent pas uniquement chez des lianes, mais aussi chez des plantes dressées appartenant à des familles variées. Au cours du vieillissement des organes, ces structures anatomiques peuvent se compliquer par rupture des complexes libéro-ligneux.

Des auteurs ont voulu expliquer des phénomènes particuliers, tel le grand calibre des éléments conducteurs qui permet de transport de la sève à de grandes distances (WESTERMAIER et AMBRONN). Mais toutes les lianes n'ont pas obligatoirement des vaisseaux à grand calibre et la sève est transportée à d'aussi grandes distances dans les arbres (HÉRAIL).

Le passage brusque du bois à petits pores au bois à gros pores est expliqué par la Biologie des lianes : elles émettent des rameaux chercheurs à feuilles généralement très petites dont les besoins en eau sont très faibles. Lorsque

le rameau s'est fixé, il développe son feuillage, ce qui provoque un appel d'eau considérable et très rapide, d'où l'apparition de vaisseaux à grand calibre (SCHENCK).

La lumière intense a une action sur les structures des lianes : le bois est plus dense et les anomalies plus tardives (SCHENCK). Mais, pour être significatives, ces observations auraient dû être faites sur la même espèce soumise à des éclaircissements différents.

Quelles peuvent être les causes des diverses anomalies ? Il y a probablement eu à l'origine une action du milieu sur la structure, puis une fixation de cette structure (SCHENCK, PFEIFFER). Cependant, la fragmentation du bois semble avoir des causes constamment renouvelées. Elle est provoquée par la pénétration d'un tissu de dilatation (GILG, WARBURG), ou la tension produite par l'apparition et la croissance de faisceaux médullaires (SCHENCK, TCHOUPROFF). D'après NIESEMAN, ce dernier phénomène n'aurait qu'une influence assez faible car les faisceaux médullaires n'existent pas dans toutes les espèces, les forces de rupture proviendraient plutôt de l'étalement du bois périaxial, des variations d'humidité à l'intérieur des tiges et des diverses torsions auxquelles elles sont soumises.

Quelle que soit l'origine des fentes, elles se remplissent toujours de tissu de dilatation. D'où provient-il ? De la différenciation des cellules du bois et de la moelle (GILG, SCHENCK), ou du méristème externe (WARBURG ; GILG et SCHENCK pour des cas particuliers). Le cambium médullaire provient du méristème externe (GILG) ou de cellules parenchymateuses de la moelle qui retournent à l'état cambial (SCHENCK).

Les essais de mise en parallèle des classifications systématique-anatomiques ou biológico-anatomiques des lianes ont échoué (SCHENCK). Mais SCHENCK admet qu'il existe un rapport entre la complication des structures et l'évolution, sans d'ailleurs rechercher dans les tiges ou les racines les caractères anatomiques qui pourraient servir de test évolutif.

PREMIÈRE PARTIE

LES PRINCIPAUX TYPES DE STRUCTURES ANORMALES

STRUCTURES ANORMALES ET STRUCTURES PEU DIFFÉRENTES DU TYPE DICOTYLÉ

Les très jeunes tiges de Dicotylédones sont toujours formées de faisceaux isolés et, dans certaines espèces, cette structure semble persister durant toute la vie de la plante. Parmi les lianes appartenant à ce type, il intervient toujours une croissance secondaire. Mais le cambium circulaire ne produit entre les faisceaux que du parenchyme. Ce parenchyme secondaire interfasciculaire reste cellulosique chez plusieurs Ménispermacées (*Cissampelos owariensis*, *Rhigiocarya peltata*, *Rhigiocarya racemifera*). Nous l'avons rencontré, à l'état lignifié, chez une Composée (*Mikania scandens*), (des Hippocratéacées (*Hippocratea myriantha*, par ex.) une Loganiacée (*Usteria guineensis*).

D'après la définition d'une structure anormale (p. 3), ces divergences du type dicotylé habituel ne peuvent pas être considérées comme de vraies anomalies, car le cambium reste circulaire et son activité est continue. Mais ce cambium ne produit pas de vaisseaux sur tout son périmètre, les vaisseaux restent groupés en faisceaux séparés par du parenchyme secondaire lignifié ou non.

Cette même structure existe chez les Pipéracées, *Piper guineense*, par exemple, mais les faisceaux sont disposés en deux cercles concentriques.

Les vraies anomalies présentent des degrés variés de complications. Elles peuvent être classées en sept groupes : tiges aplaties et lobées, tiges sillonnées, tiges ponctuées, tiges à anneaux concentriques, tiges à bois déchiré, tiges à bois dispersé et tiges à faisceaux périphériques. Nous étudierons successivement chacun d'eux, grâce à une espèce prise comme type. Pour cette espèce nous décrirons :

1° L'aspect macroscopique de l'anomalie dans la tige âgée.

2° Des tiges d'âge progressivement croissant de façon à détecter les premières manifestations de l'anomalie et son évolution au cours de la jeunesse de la plante.

3° Le bois adulte dont les éléments ont atteint leur forme définitive.

4° Les tissus touchés par l'anomalie, les cambiums surnuméraires et le liber anormal lorsqu'il se distingue du liber périphérique.

LES DIVERS TYPES D'ANOMALIES

I. — Tiges aplaties et lobées.

De nombreuses tiges de lianes n'ont pas une section circulaire, mais elliptique ou anguleuse. Dans ces tiges, le cambium forme normalement du bois sur sa face interne, du liber sur sa face externe, mais son activité n'est pas régulière autour de la tige. Si l'activité du cambium ne fait que décroître le long de deux arcs opposés, la coupe transversale de la tige est elliptique ; si l'arrêt est total aux deux extrémités d'un diamètre, elle est en 8 ; si le nombre des points d'arrêt est supérieur à deux, elle est lobée.

D'autres anomalies peuvent se greffer sur celles-ci, il n'en sera pas question ici, mais dans le chapitre particulier à chacune de ces structures anormales.

A. — TIGE APLATIE. PLANTE TYPE :

Landolphia owariensis Beauv. (Apocynacées).

1° **Généralités.** — Cette Apocynacée fait partie des grosses lianes à vrilles de la forêt humide. Sa tige, qui peut atteindre 100 mm, a une section en 8.

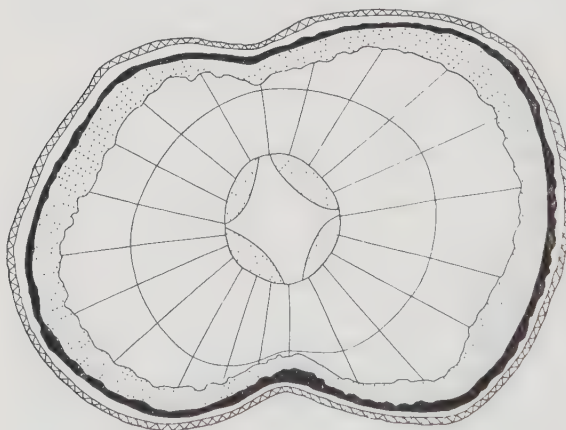


FIG. 1. — Schéma de la section transversale d'une tige de *Landolphia owariensis* (Apocynacées). ($\times 5$.)

Une coupe transversale de cette tige révèle autour de la moelle une zone circulaire de 8 mm de diamètre d'un bois dense à très petits pores. Autour de ce bois axial, le bois périaxial développé en deux ailes est responsable de l'aplatissement de la tige (fig. 1.)

2° **Tiges jeunes. Évolution de la structure.**

— Dans la tige jeune, la moelle cellulosique est entourée d'un anneau continu de bois recouvert d'un anneau continu de liber. La tige est alors cylindrique. Les pores très fins ($45\ \mu$, de $26\ \mu$ à $66\ \mu$) sont moyennement nombreux (24 par millimètre carré). Ils sont disposés en rangées radiales. Les fibres trachéides à ponctuations aréolées ont des parois minces.

Lorsque la tige atteint une section de 9 mm environ, le calibre des vaisseaux augmente considérablement et très brusquement. En même temps,

l'activité du cambium cesse en deux points diamétralement opposés. Cet arrêt de l'activité se propage de proche en proche au cours du vieillissement de la tige, tandis que le bois s'étale en éventail. La tige s'aplatit ainsi de plus en plus et acquiert une section en 8.

3° *Tige adulte*. — Cet aspect de la section est très net dans une tige adulte, de 14 mm sur 9 mm (fig. 1). Au centre, la moelle cellulosique est séparée du bois par quatre massifs de liber interne. L'anneau de bois dense a 8 mm de diamètre. Le bois périaxial, à gros pores ($227\ \mu$, de $180\ \mu$ à $300\ \mu$), forme deux ailes. Les pores isolés y sont assez peu nombreux (16 par millimètre carré). Les éléments de vaisseaux, de longueur moyenne ($300\ \mu$), ont les parois couvertes de ponctuations fines en files obliques. Ce bois comprend des fibres trachéides à ponctuations aréolées et est très riche en parenchyme en files de 4 à 5 cellules. Les rayons nombreux (20 par millimètre), uni — ou disériés, sont hétérogènes : ils sont formés d'un mélange de cellules à grand axe radial et de cellules à grand axe vertical. Leur hauteur est moyenne (de $250\ \mu$ à $850\ \mu$). Le parenchyme et les rayons sont bourrés de grains d'amidon.

Le massif ligneux est entouré de liber normalement développé en face des ailes du bois périaxial et très peu épais vis à vis des points d'arrêt d'activité du cambium. Le péricycle est formé de plusieurs épaisseurs de fibres mêlées à des sclérites.

4° *Variantes de ce type*. — Les Aristolochiacées et plusieurs *Cissus* (Ampélidacées) volubiles rencontrés en Côte-d'Ivoire ont des tiges aplaties. Les causes de l'aplatissement sont les mêmes : l'activité du cambium décroît en deux points opposés, mais les faisceaux restent constamment isolés (*Pararistolochia Mannii*, *Pararistolochia flos-avis*) ou bien ils sont réunis autour de la moelle par quelques assises de parenchyme lignifié (divers *Cissus*) (1).

B. — TIGE LOBÉE. PLANTE TYPE :

Combretum dolichopetalum Engl. et Diels. (Combrétacées).

1° *Généralités*. — Cette Combrétacée prend point d'appui sur les plantes voisines au moyen de ses épines. Sa tige adulte est formée de trois lobes arrondis. Les épines prennent naissance dans les sillons.

2° *Tiges jeunes. Évolution de la structure*. — La jeune tige est ronde : le cambium produit du bois pauvre en pores et dans lequel ils ont un faible diamètre ($96\ \mu$, de $55\ \mu$ à $138\ \mu$), recouvert de liber. Lorsque l'anneau de bois axial a atteint 1 mm, il se produit un arrêt de l'activité du cambium en trois points disposés régulièrement à sa périphérie. Au voisinage de ces

(1) La description de ces plantes se trouve dans la seconde partie (p. 92 et 134).

points, le cambium continue à produire bois et liber, mais son activité décroît progressivement à leur contact. Le bois périaxial alors formé, qui a des pores plus gros, a son maximum de croissance suivant trois rayons également distants, ce qui produit les trois lobes de la tige.

3° *Tige adulte*. — Une section transversale d'une tige adulte de 15 mm (fig. 2) révèle une moelle cellulosique entourée de trois massifs de liber interne. Ce liber est formé par un cambium au contact de l'anneau ligneux axial. Le cambium pérимédullaire est séparé de l'anneau de bois axial par quatre à cinq assises de parenchyme. Il a donné naissance à de grosses masses libériennes très riches en tubes criblés de gros calibre et dont les

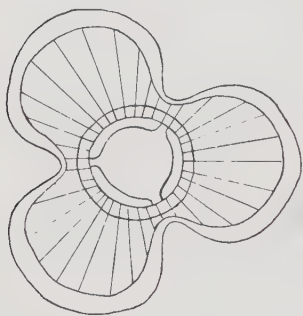


FIG. 2. — Schéma de la section transversale d'une tige de 15 mm de *Combretum dolichopetalum* (Combrétacées).

parois transversales perpendiculaires à l'axe de la tige sont perforées de cribles simples. Ce liber est différent du liber externe en ce qu'il ne contient pas d'arc fibreux.

Autour de l'anneau ligneux axial, le bois périaxial, développé en trois ailes, renferme des pores assez gros ($224\ \mu$, de $160\ \mu$ à $320\ \mu$), peu nombreux (4 par mm^2) et isolés. Les éléments de vaisseaux, de longueur moyenne ($400\ \mu$), ont des ponctuations en files obliques. Ce bois est riche en fibres septées qui tiennent la place du parenchyme en disposition confluyente. Les rayons ligneux sont abondants (15 par mm), étroits (uni-, di-, ou trisérisés), de hauteur moyenne (de $300\ \mu$ à $1\ 000\ \mu$). Beaucoup de rayons sont articulés et paraissent très hauts.

Les rayons sont hétérogènes, tous formés d'un mélange de cellules allongées radialement et de cellules allongées verticalement.

L'ensemble de cette tige est recouvert d'une couche continue de liber très riche en arc fibreux. Ce liber est un peu plus épais sur les ailes de bois périaxial qu'au fond des sillons.

Cette description de la tige lobée, faite pour une tige triangulaire, est aussi valable pour des tiges à quatre lobes (*Mussaenda tristigmatica*, Rubiacées), cinq lobes (*Acacia pennata*, Mimosacées).

II. — Tiges sillonnées.

Dans les tiges du type sillonné (*corpus lignosum interruptum* de PFEIFFER ou *Gefurchter Holzkörper* de SOLEREDER), le cambium libéro-ligneux a une activité très irrégulière et produit un bois festonné.

Cette structure a déjà été décrite chez des Malpighiacées et des Bignoniacées (CRUGER, BUREAU, SCHENCK). SCHENCK l'a décrite pour une Hippocratéacée indéterminée qu'il pense appartenir au genre *Salacia* (SCHENCK, 1893 ; p. 131).

Nous avons refait une analyse complète de cette anomalie de façon à ajouter de nombreux détails aux observations anciennes et à étudier l'apparition de la structure dans la jeune tige et son évolution au cours du vieillissement. La liane choisie comme type est une Hippocratéacée très commune dans les forêts de basse Côte-d'Ivoire, *Salacia bipindensis* Loes. (1).

1° Plante type : *Salacia bipindensis* Loes. (Hippocratéacées.) Généralités. — Les tiges âgées de cette liane sarmenteuse sont légèrement cannelées. Une section transversale révèle un bois pénétré profondément par des sillons d'un tissu plus coloré. Le fond de cinq de ces sillons est à environ 1 mm de la moelle ; d'autres sillons, beaucoup moins profonds, sont intercalés entre les premiers (fig. 3).

L'anneau de bois continu compris entre le fond des sillons et la moelle renferme des pores très fins ($25\ \mu$) et peu nombreux (10 à 15 par mm^2). Dans les ailes du bois, entre les sillons, les pores sont beaucoup plus gros ($130\ \mu$) et plus nombreux (26 par mm^2). Le bois dense axial se distingue donc nettement du bois périaxial pénétré par des sillons de tissu mou auxquels correspondent les dénivellations observées à la surface de la tige.

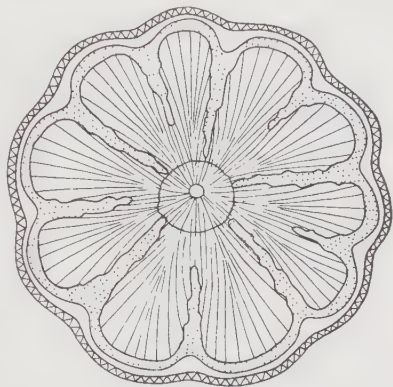


FIG. 3. — Schéma de la section transversale d'une tige de 13 mm de *Salacia bipindensis* (Hippocratéacées). Cinq des sillons libériens parviennent jusqu'au bois dense axial.

2° Tiges jeunes. Évolution de la structure. — Les tiges de 1 mm ont un épiderme à stomates recouvert d'une cuticule (fig. 4). L'écorce, formée de parenchyme et de collenchyme, entoure une zone de massifs de petites cellules polygonales sans méats, le péricycle. À l'intérieur de cet anneau, les cellules criblées, disposées par petits groupes, de quatre ou cinq cellules, sont déjà séparées des massifs isolés de protoxylème par une zone cambiale continue. La moelle est cellulosique.

Lorsque la tige atteint 2,5 mm à 3 mm, les assises internes de l'écorce s'écrasent. Une à deux rangées de cellules intactes, correspondant vraisemblablement à l'endoderme, les séparent du péricycle dont les cellules se sont écrasées tandis que leurs parois s'épaississaient. L'anneau continu de liber renferme quelques cellules sclérifiées groupées en trois ou quatre massifs. Dans une tige beaucoup plus âgée, on ne retrouve ces fibres que dans les coins libériens pénétrant dans le bois ; la présence des fibres libériennes indique donc, dès cette époque, une préparation à la structure anormale. Le bois, en anneau continu, est constitué principalement par

(1) Nous venons d'apprendre que *Salacia bipindensis* Loes. était synonyme de *Salacia nitida* (Benth) N. E. Brown.

des fibres à parois épaisses. Les vaisseaux isolés, rares, de très petit calibre, à contours arrondis, sont entourés de quelques cellules de parenchyme. Des fibres septées, dont les parois se colorent moins intensément par le vert d'iode, ont la disposition aliforme. Les massifs de protoxylème sont réunis par un anneau sclérifié.

Des sinuosités commencent à se manifester dans le cambium des rameaux de 5 mm à 7 mm. La formation du bois n'est plus aussi régulière

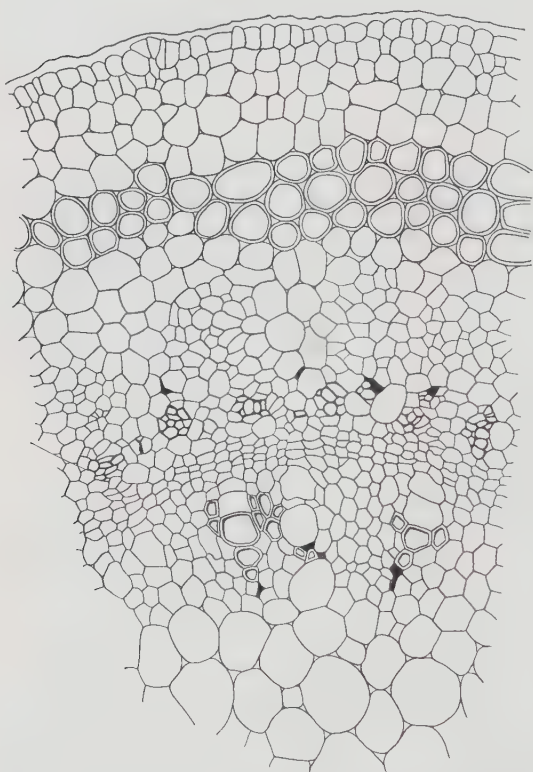


FIG. 4. — Détail d'un fragment de la section transversale d'une jeune tige de 1 mm de *Salacia bipindensis*. ($\times 215$.)

que précédemment : dans certaines régions de la zone génératrice le liber se différencie plus activement que le bois. A la même époque, on note l'apparition des premières cellules subérifiées à la périphérie et de sclérites au sein du tissu péricyclique écrasé. Dans la tige de 8 mm, ces sclérocytes sont en anneau discontinu et il en apparaît de nouveaux dans le tissu écrasé de l'écorce. Les sinuosités de la tige plus jeune forment maintenant cinq anfractuosités garnies de liber et de fibres. L'anneau de bois a alors 2,5 mm d'épaisseur ; c'est la fin de la zone de bois dense : le diamètre des pores augmente.

La tige de 13 mm (fig. 3) est entièrement recouverte de suber. L'écorce est séparée du cylindre central par deux anneaux irréguliers de sclérites. Des masses impor-

antes de liber sont enfouies profondément dans cinq sillons du bois. Cinq autres sillons apparaissent entre les précédents. Avant d'entreprendre l'étude détaillée de ces sillons libériens, nous décrirons le bois d'une tige aphyllé de 16 mm, tige suffisamment développée pour que la structure de ses éléments ligneux soit définitivement fixée.

3° Tige adulte. — Au centre de cette tige, la moelle est entourée par l'anneau de bois axial décrit dans la jeune tige. Le bois périaxial a des pores disséminés, généralement isolés, parfois accolés par deux ou trois en

direction variable. Les vaisseaux à contours arrondis et membrane mince sont nombreux (26 par mm^2) ; leur largeur ($130\ \mu$) et la longueur de leurs éléments ($430\ \mu$) sont moyennes. Les éléments de vaisseaux communiquent entre eux par une perforation unique. Les couples de ponctuations entre vaisseaux sont rares, ceux entre les vaisseaux et les cellules des rayons ou du parenchyme sont disposés en files spirales. Les ponctuations sont fines ($3,5\ \mu$). Les vaisseaux sont parfois accompagnés de trachéides juxta-vasculaires. Les fibres-trachéides à ponctuations aréolées à orifices croisés sont courtes ($600\ \mu$) et étroites ($17\ \mu$) ; elles ont des parois moyennement épaisses. Des fibres septées à ponctuations aréolées à orifice moins rétréci que dans les précédentes se colorent peu par le vert d'iode. Elles tiennent la place du parenchyme ligneux : disposition aliforme, ou en petites plages indépendantes des vaisseaux. Les rayons ligneux sont nombreux (18 par mm), petits ($280\ \mu$ à $670\ \mu$), unisériés étroits ($20\ \mu$). Ils sont hétérogènes du type III de KRIBS, les cellules dressées contiennent des cristaux d'oxalate en tablettes parfois superposés dans une même cellule recloisonnée en hauteur.

4° *Date d'apparition des anomalies de structure. Leur aspect. Leur formation.* — Les sinuosités commencent à apparaître dans le cambium

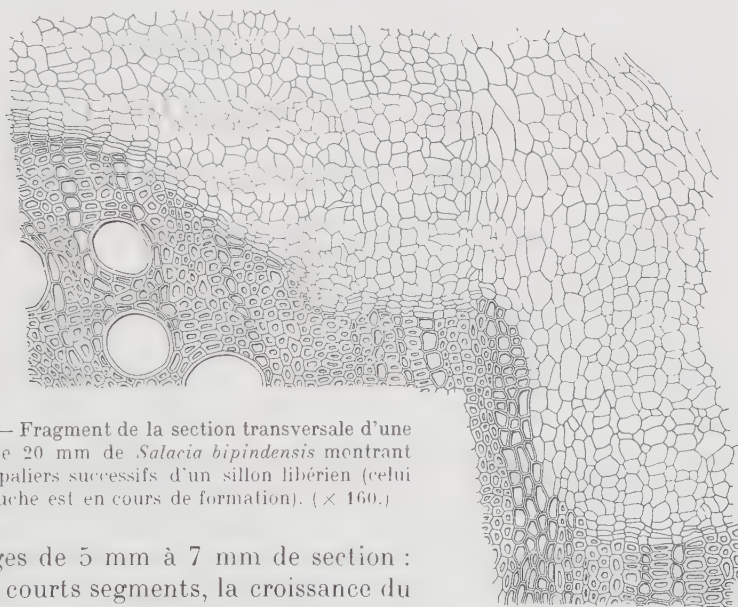


FIG. 5. — Fragment de la section transversale d'une tige de 20 mm de *Salacia bipindensis* montrant deux paliers successifs d'un sillon libérien (celui de gauche est en cours de formation). ($\times 160$.)

des tiges de 5 mm à 7 mm de section : sur de courts segments, la croissance du bois est fortement ralentie, et la division des cellules cambiales, toujours aussi active, donne naissance à de plus grandes quantités de tissus cellulotiques (liber et parenchyme libérien). Le câmbium voisin, continuant à fonctionner normalement, le fragment anormal se trouve au fond d'un sillon de plus en plus profond. Par suite de l'accroissement plus actif du liber, le contour de la tige n'est que très

vaguement cannelé. Au début de leur formation, les coins libériens sont au nombre de cinq, plus tard cinq autres sillons s'intercalent entre les premiers ; le nombre des sillons augmente ainsi progressivement au cours du vieillissement de la tige.

Dans un coin libérien très jeune, le cambium borde entièrement la lisière du bois. L'anomalie de fonctionnement du cambium gagne de part et d'autre, les bords du sillon sont en pente douce (partie gauche de la figure 5). Puis, brusquement, au contact d'un rayon, l'anomalie cesse de gagner et une des lèvres du sillon s'accroît en direction radiale (partie droite de la figure 5). Le même phénomène se produit ensuite sur l'autre bord. Puis, après un temps plus ou moins long, une nouvelle série de cellules cambiales limitrophes de ce sillon cesse son activité centrifuge : il se forme un palier. Les bords des anfractuosités sont donc coupés de paliers tangentiels successifs disposés irrégulièrement (fig. 6).

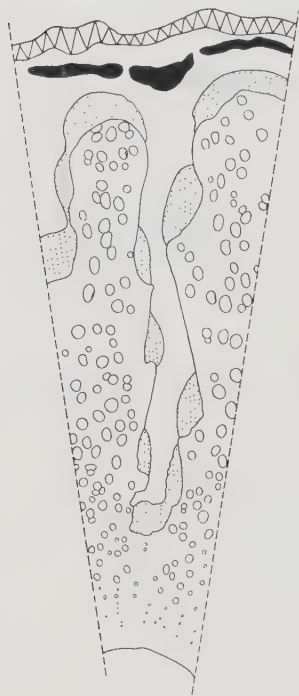


FIG. 6. — Représentation schématique d'un fragment de section transversale d'une tige de 13 mm de *Salacia bipindensis* montrant les paliers successifs et à disposition irrégulière d'un sillon du bois rempli de liber et de parenchyme. Le bois s'étale en éventail et rapproche les bords du sillon. ($\times 8.$)

Un sillon, d'une tige de 20 mm par ex. (fig. 5), est tapissé au fond, et sur chaque palier, par le cambium recouvert par du liber constitué normalement : tubes criblés, cellules compagnes, rayons unisériés à oxalate de calcium et parenchyme.

Ces sillons de tissu mou créent des zones de moindre résistance dans la tige : entre eux, la masse lignifiée s'élargit en éventail à la suite d'une augmentation rapide de la surface cambiale. En effet, après l'abandon de ses segments anormaux, le cambium actif s'allonge et reprend sa longueur normale. Les ailes du bois appliquent donc une pression latérale continue sur les bords du sillon qu'elles tendent constamment à rapprocher l'un de l'autre, ce qui explique la convergence des rangées de fibres ligneuses de part et d'autre de l'anfractuosités (fig. 6). Des files de cellules à membranes celluloses prolongent ces fibres à l'intérieur

du coin libérien. Il y a continuité entre les tissus lignifiés et celluloses.

Le cambium de chaque palier finit par perdre toute activité, mais, comme il a fonctionné pendant une période assez longue, le liber marginal et le liber le plus ancien s'écrasent au contact du tissu formé par des segments plus récents de cambium (fig. 7). En bordure d'une des parois du sillon, un rayon peut se développer brusquement, se transformer en rayon plurisérié et occuper toute la largeur de la cavité. La lignification, partant du bois,

gagne de proche en proche à travers ce rayon. Le sillon est ainsi fermé par un rayon très large, lignifié. Le cambium normal a continué à fonctionner en produisant du bois et du liber. En même temps, le sillon s'est élargi par l'apparition de deux nouveaux paliers et le rayon très large se prolonge à l'état cellulósique à travers cette masse libérienne. Dans une tige plus âgée, les parois de ce sillon élargi se sont à nouveau rapprochées l'une de l'autre. Ce phénomène d'élargissement du sillon et de rapprochement de ses lèvres se produit indéfiniment. La partie centrale de la cavité est occupée, en majeure partie, par de larges rayons généralement cellulósiques, parfois lignifiés.

Dans ces troncs de *Salacia bipindensis*, pris comme type des tiges sillonnées, la formation des sillons correspond donc à une augmentation de la surface cambiale et du volume du liber et à une protection du tissu libérien par le tissu ligneux.

III. — Tiges ponctuées.

Le *corpus lignosum foraminulatum* de PFEIFFER, ou *durchbrochenem Holzkörper* de SOLEREDER, se reconnaît aux îlots bruns qui ponctuent le bois sur les sections transversales des troncs. Parfois, à l'œil nu, ces ponctuations peuvent être confondues avec de gros pores, mais, à la loupe, il est facile de reconnaître qu'elles ne sont pas vides.

Ces tiges du type ponctué, à îlots interligneux, sont caractéristiques du genre *Strychnos* (Loganiacées). Elles existent aussi bien dans les espèces dressées que dans les espèces grimpantes, grosses lianes ou lianes sous-ligneuses. Mais on les trouve aussi dans d'autres familles.

D'après les auteurs, ces îlots interligneux, remplis de liber, peuvent



FIG. 7. — Détail de la section transversale du palier de l'un des sillons de la tige de 13 mm de *Salacia bipindensis*. De nombreuses cellules sont écrasées entre les tissus récents et les tissus plus anciens. (× 200.)

se former par différenciation normale centripète du liber (HERAIL, 1886 ; SCOTT et BREBNER, 1889 ; CHODAT, 1892 ; SAUVAN, 1895) ou par différenciation anormale centrifuge (de BARY, 1884 ; SOLEREDER, 1885 ; PERROT, 1895). En 1947, MULLENDERS considère comme définitifs les résultats concernant les *Strychnos* : différenciation centripète du liber et formation de cambium surnuméraire.

Dans d'autres familles (Acanthacées, Guttifères), les îlots interxylémiens seraient formés par du liber surnuméraire centrifuge (VESQUE, 1875 ; CHODAT et ROULET, 1892 ; MULLENDERS, 1947, DUCHAIGNE, 1951).

Chez toutes les lianes sauvages observées en Côte-d'Ivoire, les îlots véritables avaient la même formation centrifuge que chez *Strychnos densiflora*, que nous prendrons comme type.

1° Plante type : *Strychnos densiflora* Baill. (Loganiacées.) Généralités.

— Dans une tige de 30 mm de cette liane à crochets, les îlots interligneux apparaissent à 2 mm de la moelle et sont disposés suivant des lignes concentriques irrégulières sur toute la surface de section jusqu'au liber. Les 2 mm compris entre la moelle et le premier cercle d'îlots sont occupés par du bois dense à pores assez nombreux mais très fins (10μ). Les pores du bois périaxial sont un peu plus gros et leur diamètre s'accroît vers l'extérieur de la tige, jusqu'à atteindre un calibre d'environ 70μ . La plus grande différence qui existe entre les pores du bois périaxial et ceux du bois axial tient à leur disposition : les pores du bois axial sont en files radiales suivant la disposition dendritique caractéristique des *Strychnos*, ceux du bois périaxial, isolés ou par groupes de 2 ou plus (parfois 6), sont répartis de façon homogène dans le bois (fig. 135).

Dans ce tronc de 30 mm, nous avons compté 15 niveaux successifs d'îlots interligneux disposés avec une grande irrégularité.

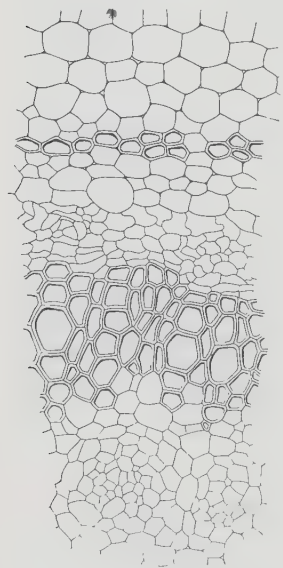


FIG. 8. — Détail d'un fragment de la section transversale d'une jeune tige de 2 mm de *Strychnos densiflora* (Loganiacées). ($\times 110$.)

2° Tiges jeunes. Évolution de la structure.

— La jeune tige (2 mm, fig. 8), de *Strychnos densiflora* est garnie d'un épiderme, séparé d'un anneau de cellules sclérifiées par quelques assises de cellules de parenchyme cortical. Les cellules sclérifiées représentent l'assise externe du péricycle, les assises internes sont encore cellulósiques. Le liber recouvre un cambium continu qui a donné naissance à un anneau de bois épais de 150μ . Dans ce bois, les pores très fins (10μ) n'ont que de très rares cellules de parenchyme dans leur entourage. A chaque massif de protoxylème correspond un îlot de liber intraligneux. Dans une tige un peu plus âgée, chacun de ces massifs de

liber pérимédullaire est entouré de cellules sclérifiées qui, plus tard, sont repoussées vers l'intérieur par la formation de nouvelles cellules de parenchyme entre les massifs de liber interne. Ce liber semble alors former un anneau continu. Le centre de la moelle est cellulosique.

Dans la tige de 5 mm (fig. 9), l'épiderme desquame. Ce phénomène est dû à la formation de quelques assises de suber. Le parenchyme cortical, le péricycle et le liber sont identiques à ceux décrits précédemment. L'anneau de bois est beaucoup plus épais ($1\ 200\ \mu$) et le cambium commence à présenter des invaginations dues à la formation de massifs de liber interligneux. Les vaisseaux sont un peu plus gros ($40\ \mu$) et beaucoup moins groupés que dans le bois dense. Le parenchyme ligneux devient plus abondant autour des vaisseaux, des îlots de parenchyme confluent même d'un vaisseau à l'autre. Il convient de noter cette simultanéité remarquable entre les premières manifestations de la structure anormale et les modifications du bois tendant à le rendre moins compact.

Plus tard, les différentes assises du péricycle se sclérifient progressivement. Dans la tige de 11 mm, l'anneau péricyclique est entièrement sclérifié, car des sclérocytes arrivent au contact du tissu secondaire du cylindre central (1). Il est apparu un nouvel anneau continu de cellules sclérifiées à l'intérieur du phelloderme, au contact du parenchyme cortical.

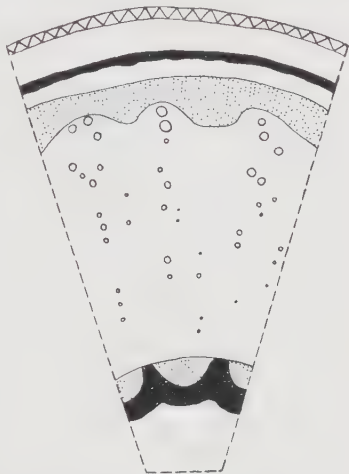


FIG. 9. — Schéma d'un fragment de section transversale d'une tige de 5 mm de *Strychnos densiflora*. Des cuvettes remplies de liber apparaissent dans le bois récent. ($\times 25$.)

3° **Tige adulte.** — La moelle de la tige âgée est cellulosique. Quelques cellules scléreuses la séparent de l'anneau de petits massifs criblés intraligieux ($200\ \mu$ à $300\ \mu$).

L'anneau de bois axial à pores très fins est très pauvre en parenchyme, il se distingue par son aspect dense quoique les pores y soient nombreux.

Le bois périaxial est parsemé de cordons de liber interligneux qui apparaissent en coupe transversale sous forme d'ellipses ($250\ \mu$ à $280\ \mu$ suivant le petit axe ; $330\ \mu$ à $500\ \mu$ suivant le grand axe dans le bois ancien ; $420\ \mu \times 600\ \mu$ à l'extérieur de la tige de 30 mm). Les pores de ce bois sont fins à moyens ($95\ \mu$, de $50\ \mu$ à $125\ \mu$). Ils sont nombreux (40 par millimètre carré) et isolés ou accolés sans ordre par deux ou trois. Les éléments vasculaires sont de longueur moyenne ($500\ \mu$) et communiquent entre eux par des parois terminales un peu obliques et à perforation simple. Les ponctuations des parois latérales sont très fines ($2,6\ \mu$) et disposées en files spirales. Le parenchyme ligneux, circummédullaire en couches beaucoup plus larges

(1) On reconnaît aisément que ce tissu est secondaire grâce à l'alignement très net des cellules des rayons.

que les pores, renferme de petits îlots de fibres. Ce parenchyme est très abondant et ses cellules, en coupe longitudinale, sont disposées en files verticales d'environ dix éléments. Les fibres ligneuses, à ponctuations aréolées à orifices croisés, sont de longueur moyenne ($1\ 000\ \mu$), étroites ($17\ \mu$) et à parois épaisses. Les rayons ligneux sont moyennement abondants 12 par millimètre, certains sont articulés. Ils sont petits ($600\ \mu$ à $1\ 000\ \mu$) et du type hétérogène II A. Les unisériés sont très étroits ($10\ \mu$), les trisériés et les quadrisériés appartiennent encore à la catégorie des rayons étroits ($50\ \mu$). Ces rayons contiennent quelques cristaux d'oxalate en tablettes. Ces cristaux sont surtout très nombreux dans les cellules de parenchyme qui encerclent les îlots libériens.

4° **Le liber interligneux.** — *a.* DATE D'APPARITION DES ÎLOTS. — Chez les quelques plants de *Strychnos densiflora* que nous avons étudiés, le liber interligneux apparaissait dans des tiges d'environ 4 à 6 mm de diamètre. SOLEREDER, en 1908, pensait à une détermination des espèces d'après la date d'apparition du liber interligneux. Pour COCKRELL (1941), l'apparition des îlots inclus est aussi variable dans une espèce que dans des espèces différentes. La suggestion de SOLEREDER ne peut donc être retenue.

b. OBSERVATION DES DIFFÉRENTES CELLULES DE CES ÎLOTS ET COMPARAISON AVEC LE LIBER DE FORMATION NORMALE. — Le fond des îlots, du côté de la moelle, est garni de une à trois assises parenchymateuses recouvertes par le cambium (fig. 10). Ce cambium est un fragment isolé du cambium normal. Il a donné naissance, en direction centripète, à du bois et à l'assise non lignifiée du fond de l'îlot ; il a formé, en direction centrifuge, les tubes criblés et leurs cellules compagnes, le parenchyme libérien et les cellules allongées des rayons. Les tubes criblés sont groupés en petits massifs radiaux, séparés par des cellules de parenchyme.

Les cordons de liber interligneux se prolongent sur toute la longueur des entre-nœuds. Dans l'entre-nœud, il n'existe pas d'anastomoses entre eux. Des coupes longitudinales dans l'axe des massifs libériens ont permis de constater qu'ils contenaient des tubes criblés en grand nombre. Ces derniers sont très rares dans le liber normal ; la région qu'ils devaient occuper est souvent écrasée. Le liber interligneux semble suppléer activement, sinon remplacer le liber normal dans son rôle de conduction de la sève.

Les parois transversales obliques des tubes criblés du liber interligneux sont formées de plages criblées (cribles composés). Ces plages, séparées les unes des autres par des renflements de la membrane, sont garnies de callose (1). L'accumulation de callose se fait symétriquement de part et d'autre de la membrane. Comment se fait-il que les tubes criblés de ces lianes de la forêt tropicale humide, pour lesquelles il n'y a pas d'arrêt de la végétation, soient bouchés par de la callose ? Est-ce que, seuls, les massifs interligneux les derniers formés posséderaient des tubes criblés fonctionnels ? Des

(1) Coloration bleu céleste par le bleu coton acétique.

coupes dans des tiges jeunes permettent de répondre partiellement à cette question. Il y a déjà des cals dans les tubes criblés appartenant à des massifs de liber inclus, séparés du liber normal par trois ou quatre assises de fibres. Cependant, dans ces massifs, quelques plages ne se colorent pas par le Bleu Coton ; les autres ont des amas beaucoup moins importants que dans le cas des tiges âgées (l'accumulation de callose a parfois lieu d'un seul côté de la membrane, ce qui permet de distinguer les cribles). La conduction de la

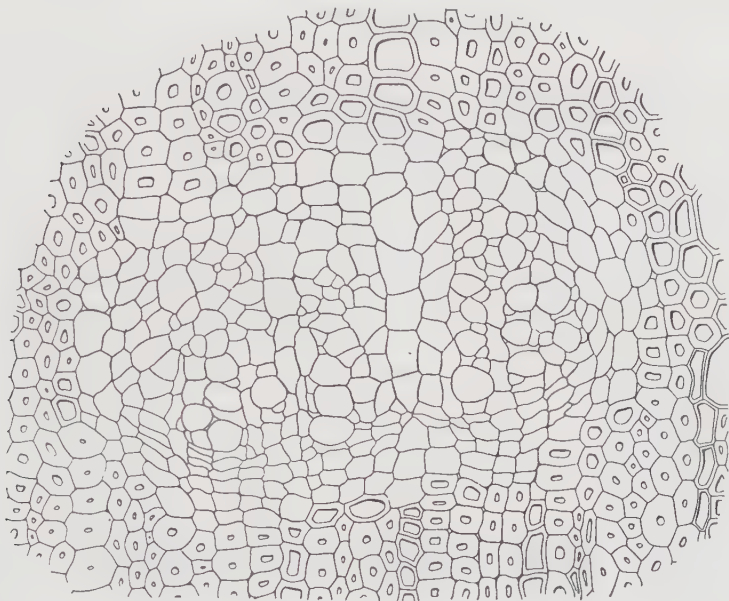


FIG. 10. — Section transversale d'un îlot libérien de *Strychnos densiflora*. ($\times 260$.)

sève peut donc se faire par les tubes criblés de formation récente des derniers îlots interligneux.

Des rayons traversent les massifs de liber inclus. Ils sont alors cellulodiques et bordés de cristaux d'oxalate groupés en files longitudinales de cinq ou six unités. Ces mêmes cristaux existent aussi dans les cellules de parenchyme cellulodique. Des cristaux d'oxalate, plus gros, sont dispersés dans les autres cellules des rayons. Des formations analogues de cristaux se rencontrent dans le liber normal, et, en moins grand nombre, dans le liber intraligneux. Les cordons libériens sont enfermés dans un cylindre continu de cristaux d'oxalate contenus dans les cellules du parenchyme ou des rayons immédiatement à leur contact.

c. FORMATION DES ILOTS DE LIBER INTERLIGNEUX. — L'observation, chez *Strychnos densiflora*, des îlots de liber interligneux en cours de formation a permis de vérifier la théorie émise par HERAIL en 1885, complétée par SCOTT et BREBNER en 1889, puis CHALK et CHATTAWAY en 1937,

COCKRELL en 1941, définitivement admise par MULLENDERS en 1947 : « phlocème centripète et cambium surnuméraire ».

Pendant les premières années de la vie de la plante, la zone génératrice libéro-ligneuse fonctionne normalement en donnant naissance à du bois centrifuge et du liber centripète. Puis, à un âge variant un peu suivant les espèces, il apparaît des sinuosités dans le cambium. Ces invaginations ne sont pas toutes régulièrement disposées suivant une même circonférence car elles se forment avec de petits écarts dans le temps ; elles sont aussi à des distances variables les unes des autres. Elles sont dues à l'arrêt de forma-

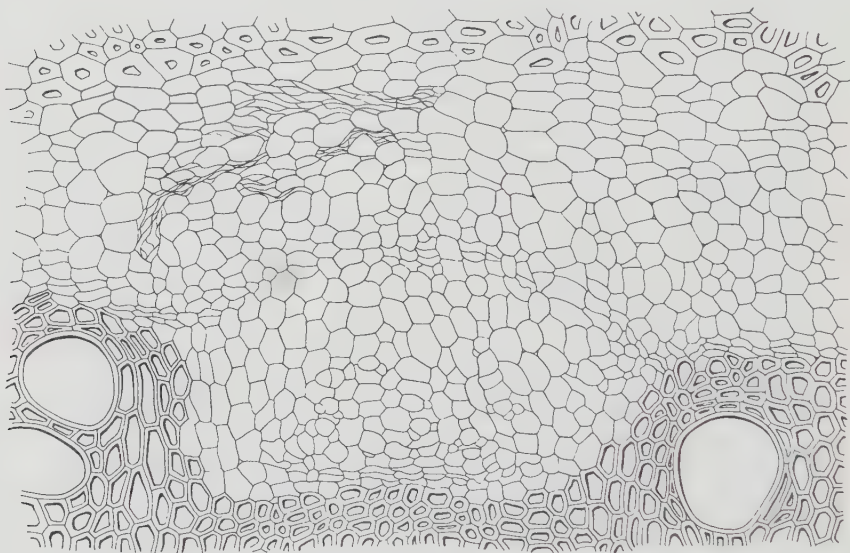


FIG. 11. — Fragment de la section transversale d'une tige de *Strychnos densiflora* montrant la formation d'un îlot libérien. Des cloisonnements cambiaux commencent à recouvrir la cuvette remplie de liber et ont déjà produit quelques cellules libériennes sur leur face externe (au centre). ($\times 200$.)

tion du bois par certains arcs de la zone génératrice, le liber continue à se différencier normalement et les cellules cambiales gardent leur aspect caractéristique. Le cambium voisin de ce cambium anormal donne toujours naissance à du bois et du liber. Le bois formé écarte la zone génératrice de son fragment anormal qui se trouve ainsi isolé au fond d'une cavité garnie de liber. Très souvent, cet îlot libérien est bordé par des rayons, ses parois sont alors perpendiculaires à la zone génératrice (cf. partie gauche de l'îlot en formation de la fig. 11). D'autres fois, l'arrêt de l'activité de la zone génératrice se faisant graduellement, les parois de la cavité sont obliques (cf. partie droite du même îlot, fig. 11). Jusqu'à présent, le phénomène est analogue à celui des sillons libériens décrits chez *Salacia bipindensis*. Mais très tôt, des cloisonnements se produisent dans le parenchyme superposé à ce massif de liber enfoncé dans le bois. Ils partent généralement des bords du cambium normal interrompu. Ce cambium surnuméraire produit

pendant un certain temps du liber vers l'extérieur (différenciation centripète) (fig. 11) avant de former du bois. Puis, les cellules lignifiées commencent à apparaître sur les bords de l'îlot, contre le bois de formation normale. La lignification gagne de proche en proche les nouvelles cellules nées du cambium surnuméraire. La zone génératrice, à nouveau continue, reprend son activité normale pendant un certain temps. Au fond de l'îlot complètement inclus dans le bois, le cambium a gardé son aspect caractéristique. Ses cellules aplaties continuent à se diviser et produisent de nouvelles cellules libériennes. Il s'ensuit, dans les îlots anciens, un écrasement des cellules vers la surface de l'îlot.

En résumé, ce liber interligneux se forme comme les auteurs déjà cités l'ont démontré. Mais nous insistons particulièrement sur le fait que le cambium surnuméraire existe bien avant que reprenne son activité normale avec formation de bois centrifuge. D'autre part, le segment de cambium isolé au fond de l'îlot continue à former du liber un certain temps après son inclusion complète dans le bois.

Les massifs de liber interligneux, très riches en tubes criblés, joueraient un rôle important dans la conduction de la sève. Comme dans le cas des sillons de *Salacia bipindensis*, il y a augmentation de la surface cambiale et protection du liber par le bois.

IV. — Tiges à anneaux concentriques.

Dans le cas du *corpus lignosum circumvallatum* de PFEIFFER ou *umkleidete Holzkörper* de SOLEREDER, les sections transversales des troncs montrent des anneaux concentriques de teintes alternativement claires et sombres. Les plus foncés ont une couleur identique à celle du tissu cortical et sont formés de tissu cellulosique.

Cette structure à anneaux concentriques a été observée chez de nombreux végétaux non lianescents dans les tiges ou les organes de réserve (*Beta vulgaris*, par ex.). Mais elle est connue aussi chez les lianes (1) depuis MULLER (1866, p. 59), HERAIL (1886), SCHENCK (1893, pp. 19 et 20), PFEIFFER (1926, p. 122 et suiv.), CHALK et CHATTAWAY (1937).

PFEIFFER (ouv. cit.) distingue diverses catégories suivant le lieu d'apparition des méristèmes successifs : le péricycle, le parenchyme libérien, l'écorce secondaire ou la moelle. Dans notre classification, les plantes à faisceaux médullaires sont réparties entre le cinquième et le sixième type et seront étudiées par la suite. Chez les lianes, nous avons rencontré une seule fois des faisceaux apparus dans l'écorce (Ménispermacées). Nous étudierons donc uniquement ici des lianes dont le péricycle ou le parenchyme libérien sont les foyers de formation des cambiums successifs qui donnent naissance aux anneaux concentriques.

(1) Nous citons seulement ici les articles les plus importants écrits sur cette question, car l'histoire complète sera reprise au cours de l'étude de chacune des familles dont les espèces ont été citées comme appartenant à ce type.

Cette structure existe dans plusieurs familles. Nous avons choisi comme type une Hippocratéacée, *Salacia cornifolia*. La plante type des tiges sillonnées appartenant aussi au genre *Salacia*, il nous sera plus facile d'établir des rapprochements entre ces deux structures.

1^o Plante type : *Salacia cornifolia* Hook. f. (Hippocratéacées).

Généralités. — Dans cet arbuste étayé, une tige de 16 mm a une section circulaire et est formée de trois anneaux libéroligneux (fig. 12). La moelle est entourée par du bois dense épais de 1,5 mm. Le bois périaxial, à pores plus gros et plus nombreux, est festonné; son épaisseur est très faible en certains points (0,5 mm), car le fond des sillons libériens est proche du bois axial. Ce cylindre ligneux est entièrement recouvert de tissu parenchymateux qui pénètre dans les sillons et dont l'épaisseur varie de 0,3 à 1 mm. Un nouveau cylindre ligneux, de 2,5 mm, entoure ce dernier. Les sillons y sont moins profonds que dans le précédent. L'anneau libérien a le même développement que le premier. Dans cette tige, un troisième anneaulibéro-ligneux commence à se former. Un de ses arcs a déjà près de 2 mm d'épaisseur, tandis qu'en d'autres points de sa circonférence les premières cellules lignifiées commencent seulement à apparaître.

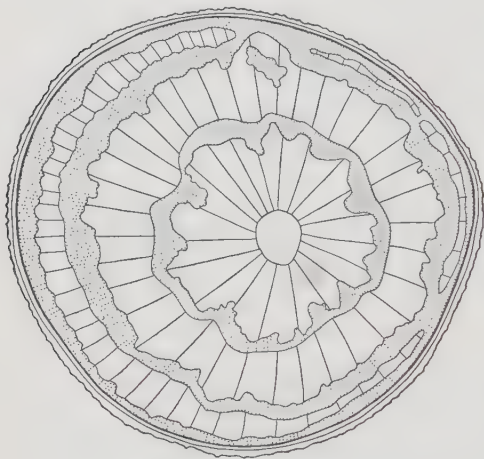


FIG. 12. — Représentation schématique de la coupe transversale d'une tige de 16 mm de *Salacia cornifolia* (Hippocratéacées).

2^o Tiges jeunes. Évolution de la structure. — Un jeune rameau de 1 mm de *Salacia cornifolia* est entouré d'un épiderme recouvert d'une cuticule (fig. 13). Le parenchyme cortical renferme quelques cristaux d'oxalate. Comme chez *Salacia bipindensis*, le péricycle est sous la forme d'amas de petites cellules polygonales. A l'intérieur de cette zone se distinguent les petits massifs de phloème et le liber qui commence à se différencier. La zone cambiale continue a donné naissance, par différenciation centrifuge, à des cellules à parois encore minces mais lignifiées, parmi lesquelles les cellules des rayons se distinguent déjà. Les massifs de xylème sont isolés les uns des autres. Les vaisseaux du protoxylème sont en voie de disparition. La moelle est cellulosique.

Dans un rameau de 2 mm, le bois forme un anneau continu. Une tige plus âgée (3 mm) est encore recouverte d'un simple épiderme à stomates. Il apparaît des sclérocytes sur le pourtour de la zone péricyclique dont les

cellules aux parois épaissies, quoique cellulósiques, commencent à s'écraser. Les îlots phloémiens écrasés touchent à cette zone et sont séparés du liber par deux assises de parenchyme secondaire. Le liber renferme quelques fibres. La lisière du bois est légèrement sinueuse. La moelle est cellulósique.

Les premières assises de suber apparaissent par segments dans la tige de 5 mm (fig. 14). Elles recouvrent l'assise subéro-phellodermique et le phelloderme à mâcles d'oxalate. Le parenchyme cortical primaire reste sans changement. Les cellules sclérifiées du péricycle forment un anneau continu, ses cellules parenchymateuses sont complètement écrasées. Les deux assises de parenchyme secondaire qui séparent le péricycle du liber sont intactes. Les assises externes du liber sont écrasées. Le cylindre ligneux est creusé de sillons déjà bien marqués. Le cambium suit, sans interruption, la lisière du bois. Les anfractuosités sont garnies de liber qui renferme de nombreuses fibres. Ces petits sillons ont la même formation que ceux des tiges sillonnées. Ils sont dus, comme chez *Salacia bipindensis*, à une diminution de la croissance du bois et à une augmentation correspondante de la croissance du liber dans certaines régions. La quantité totale des tissus produits par le cambium étant toujours la même, l'extérieur de la tige reste circulaire. L'anneau lignifié a environ 1 mm d'épaisseur. Ses pores sont très fins (moy. $32\ \mu$, de $22\ \mu$ à $45\ \mu$) et assez nombreux (30 à 50 par mm^2). Le parenchyme est absent. Il existe deux sortes de fibres ligneuses : les fibres trachéides à ponctuations aréolées à orifices croisés à parois assez épaissies se colorant bien par le vert d'iode ; et des fibres septées à parois un peu plus minces et prenant beaucoup moins la coloration. Ces dernières remplacent le parenchyme et en ont la disposition circummédullaire. La moelle est sclérifiée et contient de nombreuses cellules à tanins. A cet âge, les vaisseaux commencent à avoir un plus grand diamètre (moy. $42\ \mu$, de $32\ \mu$ à $60\ \mu$). C'est donc dans un rameau de 4 mm à 5 mm que se manifestent nettement et simultanément le suber, les anfractuosités du bois garnies

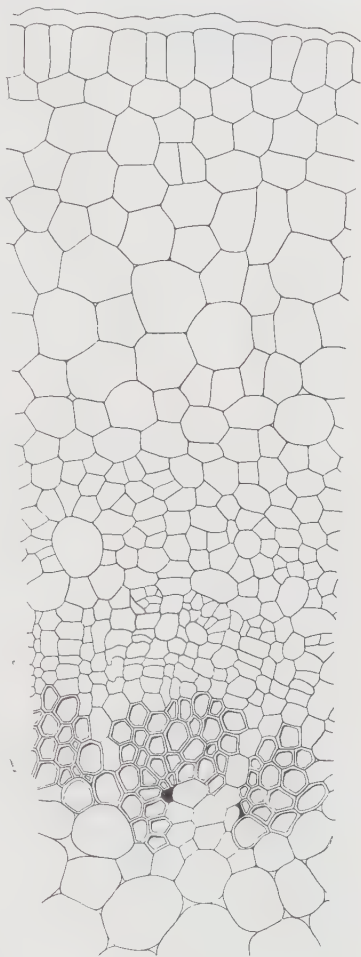


FIG. 13. — Fragment de la section transversale d'une jeune tige de 1 mm de *Salacia cornifolia*. ($\times 350$.)

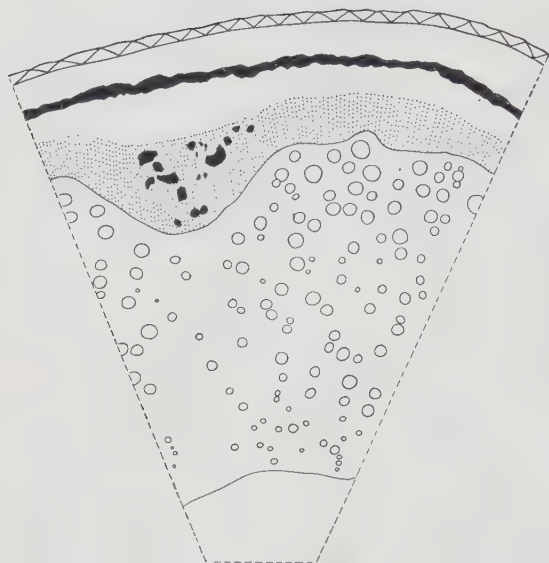


FIG. 14. — Représentation schématique d'un fragment de coupe transversale d'une tige de 5 mm de *Salacia cornifolia*. Le liber du sillon contient des massifs de fibres. ($\times 30$.)

ligneux se forme donc, mais n'est pas encore continu. Le nombre des anneaux concentriques de bois et de liber augmente progressivement lorsque la tige vieillit. La structure de chaque anneau se reproduit identique à celle du précédent. La description des tissus d'un rameau de 16 mm est donc valable pour une tige plus âgée. Cette liane garde, d'ailleurs, toujours un diamètre faible.

3° Tige adulte.— Nous avons déjà vu qu'au centre de la tige adulte de 16 mm, la moelle sclérifiée était enfermée dans un cylindre de bois axial à très petits pores assez peu nombreux. Cette tige comprend deux anneaux

de liber, l'augmentation de calibre des pores et la sclérification de la moelle.

La structure d'un rameau de 7 mm est peu différente de celle observée précédemment. Le bois a simplement un plus grand développement et les anfractuosités y sont plus profondes.

Contrairement à ce qui se passe dans le 2^e type, les sillons ne se creusent pas indéfiniment. Ils ont atteint leur profondeur maxima dans un rameau de 9 mm (fig. 15) et, en certains points, ils sont déjà recouverts par plusieurs assises de cellules lignifiées.

Un nouvel anneau libéro-



FIG. 15. — Représentation schématique d'un fragment de coupe transversale d'une tige de 9 mm de *Salacia cornifolia*. Début de la formation d'un nouvel anneau libéro-ligneux. ($\times 16$.)

concentriques complets de bois périaxial recouverts de leur liber et un troisième complexe libéro-ligneux en cours de développement (fig. 12). Dès que l'on a quitté la zone transitoire entre le bois axial et le bois périaxial, les pores atteignent leur calibre maximum et la structure du bois périaxial est la même aux différents niveaux. Nous la décrirons, donc, dans le deuxième anneau de cette tige de 16 mm.

Les pores sont nombreux (30 à 40 par mm²). Ils sont arrondis, à membrane mince, isolés ou parfois accolés radialement par deux à quatre. Les éléments de vaisseaux communiquent entre eux par une perforation simple, oblique ; leur largeur (100 μ , de 66 μ à 145 μ) et leur longueur (400 μ) sont moyennes. Les ponctuations entre vaisseaux sont très rares, celles entre vaisseaux et trachéides, parenchyme ou rayons sont aréolées, de dimensions moyennes (7 μ à 8,5 μ), alternes et disposées en files spirales. Il existe quelques trachéides juxtavasculaires. Les fibres trachéides à ponctuations aréolées à orifices croisés sont étroites et courtes (600 μ). Elles ont des parois d'épaisseur moyenne. Les fibres septées, bourrées de grains d'amidon, remplacent le parenchyme et en occupent la disposition circummédullaire. Le parenchyme est extrêmement rare ; il est probablement circumvasculaire, mais ses cellules n'ont pu être mises en évidence avec certitude que sur des dissociations. Les rayons sont nombreux (16 par mm). Ils appartiennent au type « Homogène I » : la majorité est formée de rayons unisériés petits (200 μ), étroits, à cellules rondes ; les quelques rayons plurisériés ont de 2 à 6 cellules, ils sont larges (130 μ) et de longueur moyenne (1 500 μ), ils sont parfois articulés. Tous ces rayons contiennent des cristaux d'oxalate en tablettes ainsi que de multiples poches à tanins.

4^o *Étude spéciale de l'anomalie.* — a. DATE D'APPARITION. FORMATION. — La structure anormale débute donc, comme dans le type 2, par l'apparition de sillons dans le bois. Les premières sinuosités se manifestent dans le cambium des tiges de 3 mm, mais les sillons ne sont bien marqués que dans les tiges de 5 mm (fig. 14). Ils sont dus à une activité anormale du cambium en plusieurs points de sa périphérie : diminution de la production de bois et augmentation correspondante de la différenciation du liber. Comme chez *Salacia bipindensis*, ces sillons peuvent présenter des paliers successifs (1) (fig. 15), mais ils ne sont jamais profonds et ne dépassent pas 0,7 mm, car le bois qui les borde se forme pendant un temps court : la totalité du cambium cesse de fonctionner lorsque la tige atteint environ 9 mm et un nouveau cambium prend naissance dans les assises externes du liber et engendre un anneau libéro-ligneux semblable au précédent. Lorsque ce deuxième complexe libéro-ligneux a atteint une certaine épaisseur (2 mm), de nouveaux cloisonnements apparaissent dans la zone externe de son liber, le nombre des anneaux concentriques de bois et de liber augmente ainsi durant toute la croissance de la plante.

(1) Nous ne redonnons pas ici la description complète de la formation de ces sillons, elle est identique à celle de *Salacia bipindensis* (pp. 25 et 26).

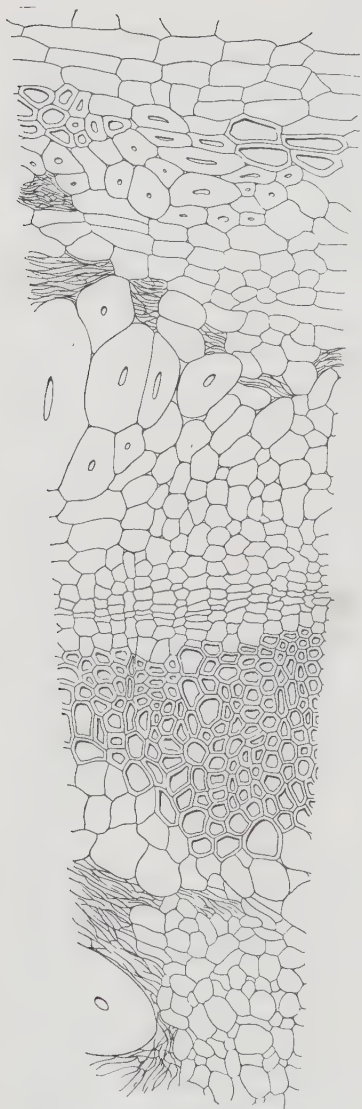


FIG. 16. — Fragment de la section transversale de la tige de 9 mm de *Salacia cornifolia* montrant le début de la formation du second anneau libéro-ligneux dans la zone externe du liber de l'anneau précédent. Tissus rencontrés de bas en haut : liber du premier anneau formé entouré de cellules écrasées ; bois, cambium et liber du nouvel anneau en formation ; macrosclérides, cellules écrasées et parenchyme appartenant à la zone externe du premier anneau libérien ; péricycle sclérifié ; parenchyme cortical. ($\times 175$.)

b. ORIGINE DES CAMBIUMS SUCCESSIFS. — D'après PFEIFFER (1925), CHALK et CHATTAWAY (1937), le nouveau tissu méristématique se développerait dans le péricycle ou dans l'écorce. Nos observations ne confirment pas cette localisation du cambium. En effet, les cloisonnements qui donnent naissance à la nouvelle zone génératrice se produisent à l'intérieur de l'anneau sclérifié continu (fig. 16). Nous avons vu que cet anneau sclérifié péricyclique entourait un tissu écrasé correspondant à une partie du phloème. Les cloisonnements se produisent sur la face interne de ce tissu écrasé dans les deux ou trois assises de parenchyme secondaire extérieures au liber.

Les premiers cloisonnements apparaissent en face des anfractuosités du bois. Ils débutent généralement dans la partie médiane du sillon et gagnent de proche en proche les cellules voisines (ceci est particulièrement visible dans la formation du 2^e anneau de la fig. 15). Ces cloisonnements se produisent simultanément en différents points de la circonférence de la tige. Chaque centre de divisions actives donne naissance à du bois et du liber, tandis que le cambium normal continue à fonctionner et à former du bois sur les bords du sillon libérien. Au bout d'un certain temps, les divers segments du nouveau cambium se rejoignent et produisent, comme dans l'anneau précédent, du bois à anfractuosités garnies de liber. L'anneau libérien est donc très irrégulier et parfois interrompu par la masse lignifiée produite par le cambium précédent (cf. en haut de la fig. 12).

c. ÉTUDE DU BOIS. — Lors de la formation d'un nouvel anneau libéro-ligneux, les premiers cloisonnements donnent naissance à des cellules lignifiées à parois minces. Ces cellules arrondies contiennent chacune un cristal d'oxalate en tablette.

Sur une coupe longitudinale tangentielle, elles ne sont pas disposées en files, comme des cellules ordinaires de parenchyme ligneux, mais forment un rayon large et très haut. En coupe longitudinale radiale, elles sont superposées. A l'origine d'un même anneau ligneux, il peut y avoir, en certains points, deux assises de ces cellules et de douze à quatorze en d'autres. Après l'apparition de ces quelques assises de cellules isodiamétriques, le bois se construit normalement avec des fibres trachéides, des vaisseaux, des rayons unisériés nombreux et quelques trachéides juxtavasculaires. Dans chacun de ces anneaux, les premiers vaisseaux qui se forment ont un diamètre à peine inférieur à celui des autres vaisseaux de l'anneau. Les fibres septées apparaissent après les fibres trachéides. De rares rayons très larges traversent chaque complexe libéro-ligneux, mais ne se prolongent généralement pas dans les anneaux voisins. Le bois produit par chaque cambium est identique à celui de l'anneau précédent, mais n'est pas semblable à celui de la jeune tige dont les pores sont beaucoup plus fins.

L'épaisseur maxima d'un anneau lignifié est environ de 3 mm et les anfractuosités commencent à y apparaître lorsqu'il a 2 mm.

d. ÉTUDE DU LIBER. — Le liber entoure complètement chaque anneau ligneux et pénètre dans ses sillons qui s'élargissent souvent par paliers successifs, mais ne dépassent pas la profondeur de 1 mm. La lisière du bois est presque entièrement bordée par le cambium. Ce cambium se conserve durant toute la vie de la plante sous forme de cellules aplaties, mais il cesse d'être fonctionnel peu de temps après l'apparition du cambium suivant, car il n'y a que peu de cellules de liber écrasées entre les deux anneaux de bois. Les cellules aplaties d'aspect cambial ne sont absentes de la lisière du bois que lorsque le bord du sillon est formé par un rayon. L'étude des sillons de *Salacia bipindensis* a déjà montré la continuité entre les files de cellules lignifiées et cellulosiques.

Le liber récemment formé par le cambium se compose principalement de massifs de tubes criblés entourés de cellules compagnes, séparés par des rayons unisériés dont les cellules contiennent parfois des mâcles d'oxalate. Le parenchyme est rare. Ce liber est parsemé de groupes de macrosclérides composés de 1 à 6 éléments très allongés et aux parois très épaisses. Il existe aussi quelques îlots de brachysclérides (1). Trois ou quatre assises de parenchyme cellulósique séparent ce liber de l'anneau de bois qui le recouvre. C'est au sein de ce parenchyme secondaire qu'ont eu lieu les cloisonnements qui ont donné naissance au nouvel anneau libéro-ligneux, aussi certaines de ses cellules sont-elles restées à l'intérieur de cet anneau, tandis que d'autres ont été entraînées à l'extérieur.

D'après différents auteurs et, en particulier, CHALK et CHATTAWAY (1937, article déjà cité), les niveaux successifs libéro-ligneux sont « séparés par de larges bandes tangentielles de parenchyme contenant des groupes

(1) Ou cellules pierreuses (cf. BOUREAU, 1954).

de cellules pierreuses ». Cette description donnée pour *Salacia reticulata* Wight n'est pas valable pour tous les *Salacia*, elle ne convient pas pour *S. cornifolia*. Le parenchyme à l'extérieur de chaque anneau de liber n'y est formé que par un très petit nombre d'assises cellulaires. Les cellules sclérifiées sont disséminées à travers tout l'anneau libérien. Sur une coupe longitudinale radiale, les tubes criblés sont mis en évidence avec certitude, car ils sont traversés par de nombreuses plages criblées composées, très obliques, faciles à distinguer. Sur cette coupe, on voit des tubes criblés dans toute l'épaisseur de l'anneau cellulosique (excepté dans deux ou trois assises de parenchyme au contact du nouvel anneau de bois) et les fibres sont intimement mêlées à eux.

Des laticifères existent en très grand nombre dans le liber de *Salacia cornifolia*. FRITSCH, en 1902, a signalé leur présence chez *Salacia bipindensis*, nous ne les avons pas trouvés chez cette espèce, mais chez *S. cornifolia* qu'il n'a pas étudié. Cet auteur a mis en évidence du caoutchouc dans les laticifères. Nous avons repris cette question et nous avons constaté la présence, dans le latex, d'une substance qui pourrait être du caoutchouc. En coupe transversale, il est difficile de distinguer les laticifères des tubes criblés ou des cellules compagnes, car leur section apparaît tantôt arrondie, tantôt plus ou moins allongée. En coupe longitudinale, ils se présentent normalement sous la forme de tubes sans bifurcation et sans extrémités ni cloisons transversales. Ces tubes sont généralement garnis d'une substance amorphe, qui garde sa forme filamenteuse, même lorsque les parois du laticifère ont été détruites au cours du montage de la coupe. Cette substance est biréfringente et fortement colorable par le Rouge ou le Noir Soudan ; elle résiste au traitement des coupes par l'hypochlorite de Sodium, l'acide acétique et l'alcool. Certains laticifères contiennent des masses globuleuses qui se colorent aussi très bien par le Soudan.

Les laticifères sont extrêmement nombreux dans les différents anneaux libériens. Leur densité est très grande dans toutes les régions où le liber est mêlé aux fibres. Ils sont difficiles à distinguer dans le liber récent, où les substances d'excrétion ne sont pas encore accumulées. Le caoutchouc ne semble pas exister dans les jeunes rameaux, il doit apparaître dans le liber des tiges de 6 mm environ, probablement au moment où se forment les premières anfractuosités du bois.

Les cellules frontières entre le liber et l'anneau ligneux qui le recouvre (cellules de parenchyme cellulosique et cellules lignifiées à parois minces), et les rayons du liber renferment de nombreuses poches à tanins.

En résumé, au cours de la croissance en épaisseur des tiges de *Salacia cornifolia*, pris comme type de la structure des « tiges à anneaux concentriques », il se forme des anneaux libéro-ligneux concentriques dus à l'activité de cambiums successifs qui n'existent pas avant que l'anneau précédent ne soit déjà bien développé (1). Ces cambiums prennent naissance

(1) Ce processus est différent de celui cité pour les Chénopodiacées, par exemple, où les divers cambiums apparaissent successivement, alors que les anneaux de bois sont encore peu développés. Quoique, au premier abord, des sections de racines de *Beta vulgaris* et de *Salacia cornifolia* aient

dans un parenchyme secondaire qui ne correspond pas au péricycle, comme l'avaient pensé certains auteurs. A chaque niveau, le bois se creuse d'anfractuosités par le même processus que dans les tiges sillonnées.

Dans le cas particulier de ce *Salacia*, des laticifères à caoutchouc existent en grand nombre dans le liber. Des poches à tanins se trouvent dans les différents tissus parenchymateux et les rayons du bois et du liber.

Comme dans les structures étudiées précédemment, l'augmentation de calibre des vaisseaux est contemporaine de l'apparition de la structure anormale.

Cette structure cause une augmentation de la surface cambiale, du volume du liber et une protection du liber par le bois.

V. — Tiges à bois déchiré.

Dans les structures étudiées précédemment, le cambium normal cesse de fonctionner complètement, ou sur des longueurs plus ou moins grandes, et est remplacé totalement ou partiellement. Dans les tiges à bois déchiré, le cambium du cylindre libéro-ligneux n'est plus seul en cause et n'intervient même que dans un phénomène secondaire. Mais il apparaît des fragments de cambium à la périphérie de la moelle, ils donnent naissance à des faisceaux libéro-ligneux médullaires et il se produit simultanément une fragmentation de l'anneau ligneux qui a été construit de façon inhomogène par son cambium.

Cette structure ne correspond exactement à aucune des catégories citées par PFEIFFER, mais elle peut être considérée comme faisant partie de son *corpus lignosum diffractum* ou *zerteilte Holzkörper* (1926, p. 181 à 183). Nous avons cependant jugé utile de décrire séparément cette structure encore simple qui atteint une grande complication dans les « tiges à bois dispersé » (p. 58).

Les auteurs ont discuté pour savoir d'où provenait le cambium médullaire, à quoi était due la fragmentation du bois. A l'époque où parut l'important travail de PFEIFFER sur les structures anormales (1926), la question n'était pas encore résolue.

Dans le but de connaître l'évolution de cette structure, nous avons observé une Icacinacée, *Iodes liberica*, nous verrons dans le dernier chapitre ce que nous devons conclure de cette étude.

1° *Plante type : Iodes liberica Stapf. (Icacinacées). Généralités.* — Cette Icacinacée à feuilles opposées s'accroche à ses supports au moyen de vrilles. Sa tige reste toujours assez frêle et ne dépasse pas 50 mm de largeur. Elle est aplatie, creusée de deux sillons, ce qui lui donne une section en 8. L'orientation du grand axe de la coupe change à chaque nœud.

des analogies, il ne faut pas confondre ces deux structures. Chez la betterave, le bois est formé de faisceaux collatéraux séparés par de larges rayons médullaires (ARTSCHWAGER, 1920), tandis que, chez *Salacia*, il ne s'agit pas de faisceaux isolés, mais d'anneaux continus.

Dans une tige de 10 mm $\times$ 15 mm, le bois est disposé en deux massifs étalés en éventail dans les deux lobes de la tige (fig. 17 A). Au centre, la

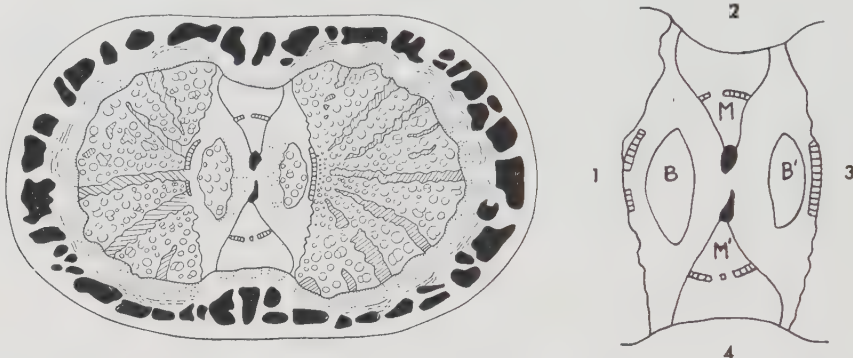


FIG. 17. — A. Schéma de la coupe transversale d'une tige d'*Iodes liberica* (Icacinacées) de 10 mm $\times$ 15 mm. Le péricycle renferme de gros amas de macroscléréides. Les deux ailes du bois périaxial sont traversées par des lignes radiales de parenchyme (hachures obliques). L'aile de gauche est déchirée en trois endroits au contact des fragments de l'anneau ligneux axial (hachures droites). ($\times 5$). — B. Partie centrale de la coupe précédente, montrant les quatre arcs de bois axial 1, 2, 3, 4. Les arcs 1 et 3 sont recouverts par le bois périaxial, les arcs 2 et 4 par du parenchyme secondaire non lignifié. Les massifs libéro-ligneux inverses B et B' entourés de parenchyme surnuméraire, séparent les arcs 1 et 3 de la moelle divisée en deux triangles M et M' restés accolés à 2 et 4. ($\times 7,5$.)

moelle, très volumineuse, est limitée par ce bois à gros pores et par deux autres petits massifs de bois beaucoup plus dense.



FIG. 18. — Schéma de la coupe transversale d'une tige d'*Iodes liberica* de 1,6 mm $\times$ 2 mm.

2° Tiges jeunes. Évolution de la structure. — La très jeune tige, entre les nœuds 3 et 4 (1), a une section transversale faiblement rectangulaire (1,5 mm $\times$ 1,8 mm). Sa moelle cellulosique est entourée de massifs de protoxylène et métaxylène déjà recouverts d'un anneau secondaire continu de fibres. Le péricycle est formé de plusieurs épaisseurs de fibres aux parois épaisses mais peu lignifiées. L'endoderme est facilement reconnaissable,

(1) La numérotation des entre-nœuds est faite dans le sens inverse du développement de la tige, le nœud n° 1 correspond au dernier nœud avant le bourgeon terminal, le nœud n° 2 à l'avant-dernier, etc...

Nous avons adopté ce mode de numérotation, car les observations n'ont pas porté uniquement sur de très jeunes rameaux, mais aussi sur les extrémités récentes de tiges parfois très longues et ramifiées sur lesquelles il est impossible de compter tous les nœuds à partir de la base.

grâce à ses grandes cellules rectangulaires allongées tangentiellement. Elles sont recouvertes de quelques assises de collenchyme et de parenchyme cortical limitées par un épiderme à cuticule.

Dans l'entre-nœud suivant (1) (tige de 1,6 mm $\times$ 2 mm, fig. 18), des vaisseaux commencent à se différencier au sein de l'anneau ligneux secondaire. Sur les deux plus petits côtés du rectangle formé par la moelle, les vaisseaux ont généralement un calibre plus faible que ceux apparus sur les deux grands côtés. Le liber est développé uniformément sur les quatre faces, mais dans les angles ses cellules sont aplaties entre le bois et le péricycle. Ce dernier est toujours constitué par 6 à 7 assises de fibres aux parois très épaisses, mais peu colorables par le vert d'iode, groupées en petits massifs séparés par quelques cellules de parenchyme. A l'extérieur : l'endoderme, cinq assises de collenchyme, et trois assises de parenchyme constituent le tissu cortical. Le parenchyme cortical, le liber et la moelle renferment des mâcles d'oxalate.

Entre les nœuds 5 et 6 (tige de 2 mm $\times$ 2,2 mm), le bois des deux petits côtés du rectangle s'est accru régulièrement et n'a que de petits pores (25 μ) tandis que, sur les deux grands côtés, le bois périaxial commence à bien se manifester : les pores sont plus nombreux et plus gros (65 μ) et le cambium ne fonctionne plus normalement, certains segments produisent sur sa face interne du parenchyme qui ne se lignifie pas, d'où l'aspect ondulé de la bordure du bois périaxial. Le liber superposé au bois périaxial est déjà plus volumineux que celui des deux autres côtés de la tige, ses tubes criblés sont plus nombreux et plus gros (fig. 19 et 20). Dans cette tige, l'assise subéro-phellodermique commence déjà à fonctionner.

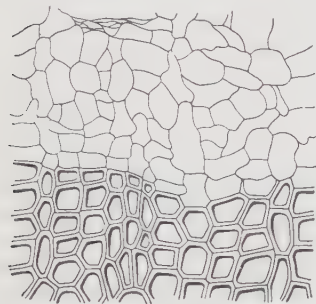


FIG. 20. — *Iodes liberica*. Liber des deux autres faces de la tige. ($\times$ 400.)

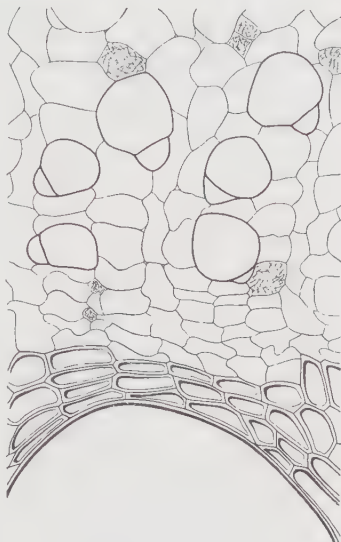


FIG. 19. — *Iodes liberica*. Liber à gros tubes criblés superposé au bois périaxial ($\times$ 400).

Entre les nœuds 6 et 7, la tige est toujours rectangulaire (2,8 mm $\times$ 2,5 mm), mais la direction du grand axe de la section transversale complète de la tige est perpendiculaire à celle du grand axe de la moelle. En effet,

(1) Cet entre-nœud est, en fait, le « précédent » au cours du développement, mais il est le « suivant » dans la numérotation, et c'est cette appellation que nous utiliserons toujours dans ce qui suit.

le bois périaxial a continué à se développer sur les deux faces où il était apparu, tandis que sur les deux faces intermédiaires le cambium n'a produit que des fibres beaucoup moins volumineuses. Le liber est aussi beaucoup plus épais en face du bois périaxial. Ce développement dissymétrique des tissus du cylindre central entraîne une dilatation du péricycle sur deux faces. Des groupes de cellules cambiales continuent à produire du parenchyme cellulosique sur leur face interne ; puis, après ces quelques assises anormales, les cellules apparues se lignifient à nouveau, le bois est ainsi

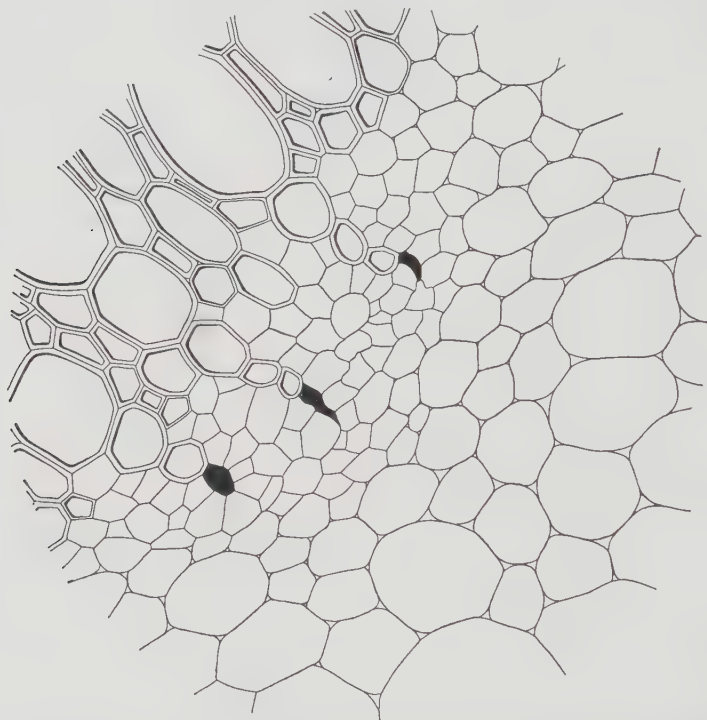


FIG. 21. — Fragment de la coupe transversale d'une tige d'*Iodes liberica* de 2,5 mm $\times$ 2,8 mm. Les vaisseaux du protoxylème sont entourés de petites cellules de parenchyme fasciculaire. Les grandes cellules arrondies à méats appartiennent à la moelle. ($\times 390$.)

parsemé d'îlots plus ou moins volumineux de parenchyme cellulosique.

Avant de passer à l'étude des tiges plus âgées, il convient d'observer les tissus de la périphérie de la moelle qui jouent un rôle important.

La moelle est en grande partie cellulosique, seules quelques cellules sont sclérifiées dans sa région centrale. Toutes ces cellules de la moelle sont normalement arrondies, entourées de méats. A sa périphérie, les cellules sont plus petites, les méats beaucoup plus petits aussi. Les massifs du métaxylème pointent dans la moelle par les vaisseaux du protoxylème en voie de disparition. Les vaisseaux sont entourés de cellules polygonales, sans méat, à parois cellulosiques (fig. 21), que nous appellerons « cellules du parenchyme fasciculaire ».

Dans l'entre-nœud 8-9 (1), les dimensions de la section de la tige sont toujours sensiblement les mêmes. L'assise subéro-phellodermique s'est étendue à toute la périphérie. Les divers tissus sont peu différents de ce qu'ils étaient dans la coupe précédente. Des cloisonnements commencent à apparaître dans les cellules médullaires au contact du parenchyme fasciculaire (fig. 22) (2). Ces cloisonnements se manifestent simultanément en face de presque tous les pôles ligneux qui bordent les deux grands côtés de la moelle.

Dans l'entre-nœud 9-10, les cloisonnements pérимédullaires sont plus

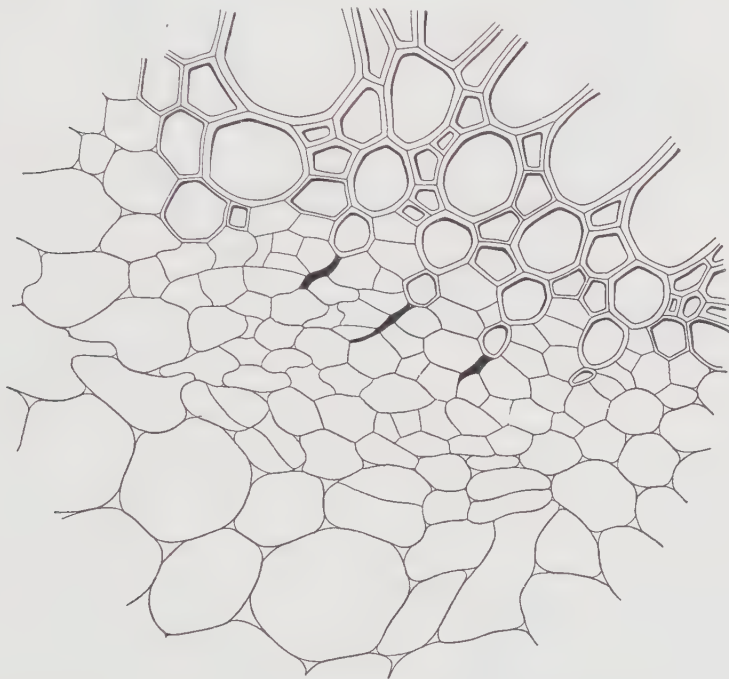


FIG. 22. — *Iodes liberica*. Coupe transversale montrant les premiers cloisonnements dans les cellules médullaires au contact du parenchyme fasciculaire. ($\times 390$.)

étendus et des cellules commencent à se différencier en liber (divisions radiales des cellules de la fig. 23). L'apparition de ce nouveau tissu provoque une compression des tissus voisins : moelle et parenchyme fasciculaire.

Dans l'entre-nœud de rang supérieur, il n'y a pas de changement, puis, entre les nœuds 12 et 13 un développement brusque du bois périaxial produit un aplatissement de la tige (2,5 mm $\times$ 3,5 mm). La zone cambiale pérимédullaire s'est allongée entre les pôles ligneux et il s'est déjà déve-

(1) Pour simplifier, nous écrivons « entre-nœud 8-9 » au lieu de « segment de tige compris entre les nœuds 8 et 9 ».

(2) Nous discuterons plus loin de l'origine de ce cambium (p. 50).

loppé de véritables petits massifs libériens (fig. 24). Dans les coupes des

niveaux suivants, l'aspect reste sensiblement le même.

L'épaississement de la tige se fait très lentement sur sa longueur. Une section à 9 m du sommet, c'est-à-dire entre les nœuds 49 et 50, ne mesure encore que 3 mm $\times$ 4,5 mm. Le bois périaxial s'est développé un peu, mais l'augmentation d'épaisseur de la tige correspond surtout au volume accru du parenchyme médullaire.

Sur les deux faces privées de bois périaxial, l'anneau axial est resté intact, formé d'une quinzaine d'assises cellulaires comme au voisinage du sommet de la tige, entre les nœuds 4 et 5 par exemple.

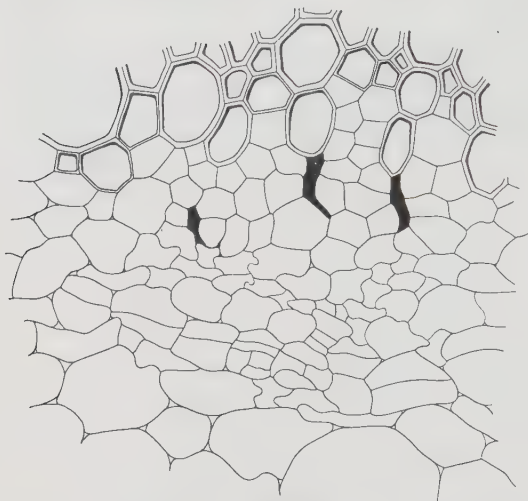


FIG. 23. — *Iodes liberica*. Coupe transversale montrant les premiers cloisonnements radiaux donnant naissance au liber de la périphérie de la moelle. ($\times 300$.)

Ces fibres du bois axial sont séparées des quelques assises de phloème par les cellules du cambium d'aspect caractéristique quoiqu'elles ne se divisent pas à ce niveau. Le cambium est donc continu sur tout le pourtour de la tige, mais il n'est fonctionnel qu'en face des deux ailes de bois périaxial. Le liber superposé à ce bois est seul bien développé, ses tubes criblés sont très nombreux et très gros. Le péricycle est formé de fibres.

Dans cette tige, les différents segments de cambium pérимédullaire se sont reliés en deux arcs continus de part et d'autre de la moelle, en face des deux masses de bois périaxial. Les massifs libériens sont encore peu volumineux.

Entre les nœuds 66 et 67, la structure est toujours la même (fig. 25). Les dimensions de la section transversale de la tige sont 3 mm $\times$ 5 mm.

L'anneau de bois axial est inchangé, d'une épaisseur de 15 cellules (200 μ).

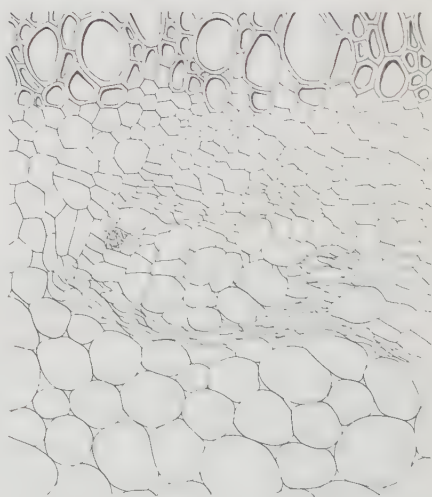


FIG. 24. — Fragment de la coupe transversale d'une tige d'*Iodes liberica* de 2,5 mm $\times$ 3,5 mm, montrant l'un des massifs libériens de la périphérie de la moelle séparé du bois par le cambium et le parenchyme fasciculaire. ($\times 175$.)

L'épaisseur du bois périaxial est environ 1 mm. La moelle a 1,5 mm de côté. Le cambium pérимédullaire longe deux de ses faces. Il a engendré trois massifs de liber interne d'un côté, 4 de l'autre. Des masses de cellules pierreuses apparaissent dans le péri-cycle.

Au nœud 67 arrive un rameau latéral à peu près aussi important que le

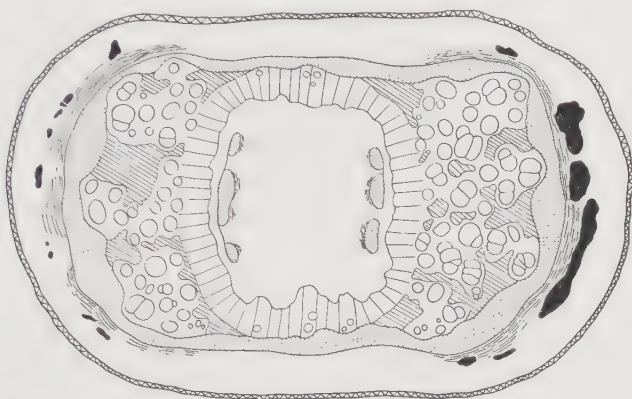


FIG. 25. — Schéma de la coupe transversale d'une tige d'*Iodes liberica* de 3 mm $\times$ 5 mm. L'anneau ligneux axial (hachures droites) est entier. Le bois périaxial est constitué par deux ailes riches en gros vaisseaux et en parenchyme (hachures obliques). Le cambium et le liber sont continus sur toute la périphérie de la tige. Les faisceaux inverses médullaires sont encore uniquement constitués par du liber.

rameau principal. Par suite de la fusion de ces deux rameaux, la tige est beaucoup plus grosse (4,5 mm $\times$ 7 mm) immédiatement au-dessous du nœud et sa section a totalement changé d'aspect (fig. 26). Le bois périaxial est évidemment très développé, il a atteint 2 mm d'épaisseur et il est riche en parenchyme resté à l'état cellulosique (ilots hachurés de la fig. 26). Ce parenchyme est produit sur la face interne du cambium et la lisière du bois est bordée sans discontinuité par le cambium. Le péri-cycle superposé au bois périaxial s'est modifié. Dans sa partie interne, encore cellulosique, les masses de cellules pierreuses se sont considérablement accrues. Sa partie externe, qui était constituée par un anneau continu de fibres mêlées à du parenchyme est maintenant scindée en de nombreux petits arcs séparés par du parenchyme à développement tangentiel rapide, permettant ainsi l'augmentation brusque du périmètre de la tige. Les cellules pierreuses disparaissent sur les deux faces non recouvertes de bois périaxial et le péri-cycle garde, à cet endroit, l'aspect qu'il avait dans les tiges précédentes.

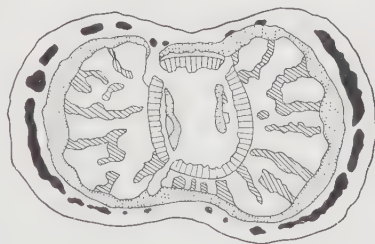


FIG. 26. — Schéma de la coupe transversale d'une tige d'*Iodes liberica* de 4,5 mm $\times$ 7 mm. L'anneau ligneux axial est brisé en trois points.

Les deux arcs cambiaux superposés directement au bois axial et restés inchangés ont brusquement repris de l'activité : ils produisent des massifs ligneux alignés radialement avec les vaisseaux primaires. Chacun de ces massifs est formé de quelques vaisseaux à lumière sensiblement aussi étroite que celle des premiers vaisseaux secondaires apparus. Ces différents massifs, accompagnés de leur liber superposé, sont séparés les uns des autres par des bandes larges de parenchyme non lignifié.

A ce niveau est apparu un phénomène très important : la déchirure de l'anneau de bois axial. Cet anneau s'est brisé en trois points à la limite des ailes de bois périaxial (fig. 26) et les fentes se sont remplies de parenchyme cellulosique (1). Des petits massifs lignifiés se sont différenciés à la face externe du liber pérимédullaire, entre ce liber et l'anneau de bois axial, constituant ainsi des faisceaux médullaires inverses.

Dans d'autres individus, la fragmentation intervient plus tôt, dans des tiges de 3 mm $\times$ 4,5 mm, par exemple.

Au cours du vieillissement, l'anneau ligneux axial se brise en son quatrième angle et les massifs libéro-ligneux médullaires se développent et ne forment plus qu'un gros faisceau de part et d'autre de la moelle.

Simultanément à l'augmentation de volume de la moelle, les arcs de l'anneau ligneux axial s'éloignent progressivement l'un de l'autre. Le parenchyme de remplissage s'allonge entre eux et gagne progressivement entre les ailes de bois périaxial et le parenchyme secondaire non lignifié.

Plus tard, de nouvelles fragmentations interviennent au sein des quatre arcs de l'anneau ligneux axial et la déchirure gagne à travers les tissus qui leur sont superposés : bois périaxial (faces 1 et 3, fig. 17 B), parenchyme secondaire non lignifié (faces 2 et 4). Cette déchirure du bois périaxial se fait suivant les îlots de parenchyme qui y sont inclus.

Une tige de 10 mm $\times$ 15 mm (fig. 17) renferme ainsi deux faisceaux libéro-ligneux médullaires dont les massifs libériens sont séparés par du parenchyme écrasé et des sclérocytes.

La formation de ces tissus surnuméraires au centre de la tige a provoqué un éloignement des arcs ligneux 2 et 4, qui, dans leur mouvement, ont entraîné chacune des moitiés attenantes de la moelle (M, M', fig. 17). Ces deux arcs du bois axial se sont brisés et leurs bords, encore proches l'un de l'autre, ne sont séparés que par quelques cellules de parenchyme. Ce parenchyme de remplissage commence à pénétrer dans le parenchyme secondaire peu lignifié superposé aux arcs 2 et 4 (fig. 33).

Les arcs 1 et 3 du bois axial sont séparés des précédents par de nombreuses cellules de parenchyme de remplissage. Ces arcs sont recouverts par les ailes du bois périaxial. L'un d'eux commence à se déchirer. Dans l'autre, la déchirure est plus avancée et ses deux lèvres sont séparées par une vingtaine d'assises de parenchyme de remplissage (partie gauche de la fig. 17). Ce parenchyme surnuméraire pénètre dans le bois périaxial qui s'est brisé en suivant les lignes de moindre résistance dues aux îlots cellulosiques.

(1) Nous étudierons plus loin ce phénomène de fragmentation et de pénétration de parenchyme (p. 52).

Ce parenchyme surnuméraire à développement très rapide (que nous appelons aussi « parenchyme de remplissage ») pénètre à travers tous les tissus secondaires. Il sépare les divers fragments de l'anneau axial et s'allonge vers la périphérie entre les tissus centrifuges lignifiés ou non. Ce parenchyme, développé entre les parties du bois périaxial les isole même de l'anneau axial. Nous verrons plus loin qu'il apparaît de véritables zones cambiales dans ce parenchyme et qu'il s'y différencie même des tubes criblés (1).

Le cambium externe est toujours continu. Comme dans la jeune tige, il est recouvert de liber très peu épais en face des arcs 2 et 4 du bois axial plus épais en face des arcs 1 et 3 (fig. 17).

Le péricycle, formé de grosses masses de sclérocytes, est très épais et atteint 1 mm.

Une tige de ce diamètre (10 mm $\times$ 15 mm) doit se trouver à environ 50 m du sommet de la plante.

3° Tige adulte. Étude du bois. — La tige adulte a donc une section elliptique. Le bois périaxial s'est développé en deux demi-cercles séparés par une large bande de tissus cellulotiques orientée suivant le petit axe et comprenant deux fragments de moelle d'origine primaire, du parenchyme de remplissage, le parenchyme centrifuge secondaire non lignifié superposé à deux arcs de l'anneau ligneux axial invisible à l'œil nu, et, vis-à-vis de chacun des faisceaux périaxiaux, un massif libéro-ligneux inverse.

Les ailes de bois périaxial sont divisées en faisceaux isolés par de larges bandes radiales de tissu cellulotique dans lesquelles s'est développé récemment le tissu de remplissage.

Sur la section transversale de la tige adulte, l'anneau péricyclique très épais est bien visible. Cette tige est entourée d'un liège mince.

Seules les ailes de bois périaxial ont de gros pores et renferment les principaux éléments du bois, c'est leur bois que nous décrivons dans ce qui suit.

Les vaisseaux arrondis, à membrane mince, sont isolés ou accolés par deux à quatre en direction variable. Ils sont gros (moy. 270 μ , de 190 μ à 330 μ), de longueur moyenne (460 μ) et assez nombreux (12 par millimètre carré). Les éléments de vaisseaux communiquent entre eux par une perforation unique, bien perpendiculaire aux parois latérales dont les ponctuations sont disposées en files obliques. Les fibres trachéides à ponctuations aréolées à orifices croisés sont de longueur et d'épaisseur moyennes. Les rayons sont très nombreux (25 par millimètre). Ils sont uni- ou disériés, du type homogène I, mais tendent à devenir hétérogènes par allongement de quelques cellules. Le parenchyme apotrachéal est très abondant. Il est formé de files de 9 à 10 cellules. Une grande partie de ses cellules ne se lignifie pas et forme des bandes radiales cellulotiques à l'intérieur du bois.

Le bois des faisceaux inverses médullaires a les mêmes caractères que

(1) Dans la tige de 10 mm $\times$ 15 mm, quelques tubes criblés et même quelques fibres ligneuses sont visibles entre deux fragments du bois périaxial.

le bois périaxial, mais ne contient que très peu de parenchyme resté cellulosique.

4^o *Étude spéciale de l'anomalie.* — Les diverses étapes de l'anomalie sont donc :

1^o L'apparition du cambium médullaire, suivie de la formation de liber médullaire, puis, plus tardivement, de bois.

2^o Une première fragmentation de l'anneau ligneux axial en quatre points, puis de nouvelles déchirures de cet anneau et du bois qui le recouvre.

3^o Simultanément à la fragmentation, l'apparition de parenchyme qui remplit tous les vides produits entre les parties lignifiées.

A quel moment ces divers phénomènes ont-ils lieu et dans quel ordre apparaissent-ils ? Dans quel tissu se forme le cambium surnuméraire ? Les tissus qu'il produit sont-ils identiques aux tissus normaux ? Comment

se fait la fragmentation de l'anneau ligneux axial ? A quoi est-elle due ? Les mêmes causes agissent-elles sur le bois périaxial ? D'où provient le parenchyme qui pénètre dans les fentes ? Comment se développe-t-il ? Nous allons essayer d'éclaircir un peu tous ces problèmes posés par l'évolution de la tige de l'*Iodes liberica*.

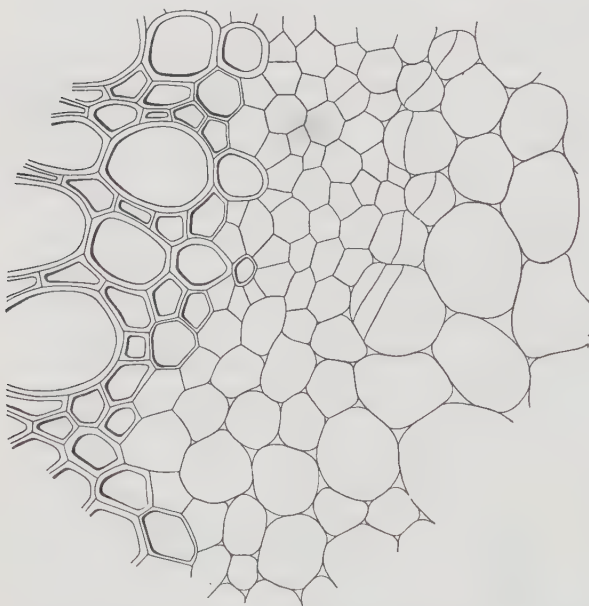


FIG. 27. — Fragment de coupe transversale de tige d'*Iodes liberica* montrant les cloisonnements de la périphérie de la moelle en face des pôles vasculaires. ($\times 390$.)

a. **Le cambium médullaire.** — DATE D'APPARITION. — Chez *Iodes liberica*, le cambium surnuméraire de la périphérie de la moelle est antérieur à toute fragmentation du bois. Il a même donné naissance

à des massifs libériens bien différenciés avant que le bois axial ne commence à se déchirer (fig. 25). Ce cambium apparaît dans des tiges d'âge variable suivant les échantillons d'*Iodes*, mais les premiers cloisonnements médullaires se produisent généralement entre le huitième et le quinzième nœud, c'est-à-dire dans des tiges d'environ 2,5 mm $\times$ 3 mm de section.

ORIGINE. — Nous avons déjà vu que les vaisseaux du protoxylème étaient entourés de cellules polygonales cellulosiques, sans méat, le

parenchyme fasciculaire (1). Ce parenchyme (fig. 21 et 22) n'existe qu'autour des pôles ligneux primaires. Entre eux, les cellules à méats arrivent au contact de l'anneau ligneux. Ce parenchyme peut être considéré comme un tissu resté à l'état méristématique. Or, les cloisonnements qui apparaissent à la périphérie de la moelle ne se produisent pas dans ces cellules indifférenciées, mais dans les cellules arrondies, entourées de petits méats, immédiatement à leur contact (fig. 22 et 27). Des cloisons périclines minces traversent ces cellules, elles ne les divisent pas toujours par le milieu et le cloisonnement peut se répéter plusieurs fois dans la même cellule (fig. 27). Puis des cloisons anticlinales (fig. 23) annoncent le début de la différenciation du liber sur la face interne du cambium, ce liber médullaire est donc centrifuge.

En face de la plupart des pôles vasculaires de chacun des deux grands côtés de la moelle, il se développe ainsi un massif libérien aux gros tubes criblés bien reconnaissables. Ce liber est isolé de l'anneau de bois axial par le cambium et le parenchyme fasciculaire. Il est séparé de la moelle par les cellules médullaires qu'il a écrasées en se développant (fig. 24).

Par endroits, les cloisons périclines gagnent entre les pôles vasculaires à travers les cellules de la périphérie de la moelle (fig. 28). Il peut ainsi se former un arc cambial continu sur chacune des deux grandes faces de la moelle. Dans la section de tige représentée par la figure 25, l'arc cambial est continu sur l'une des faces, mais le liber est différencié en trois massifs isolés. Sur l'autre face, deux segments cambiaux qui ne se sont pas rejoints ont donné naissance à trois massifs libériens.

Ces cloisonnements cambiaux proviennent donc de la division de cellules médullaires différenciées qui ont leur forme sphérique définitive, mais qui sont peu éloignées de l'anneau ligneux ou du parenchyme fasciculaire.

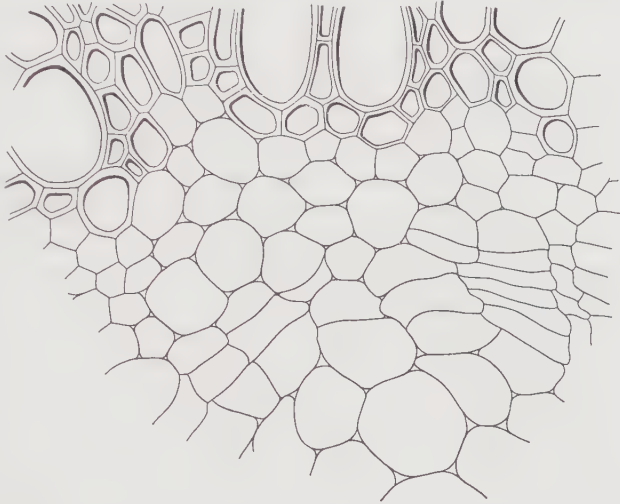


FIG. 28. — Fragment de coupe transversale de tige d'*Iodes liberica* : les cloisonnements de cellules médullaires périphériques se prolongent entre les pôles vasculaires. ($\times 390$.)

(1) Ce parenchyme fasciculaire n'est pas particulier à cette plante. Il existe avec plus ou moins de netteté chez toutes les Dicotylédones et BONNIER (*Cours de botanique*, p. 233) l'inclut dans la « zone pérимédullaire ».

b. Faisceaux médullaires. — **LIBER.** DATE D'APPARITION. ASPECT. — Ce cambium périmédullaire produit donc des cellules qui se différencient immédiatement en liber. Il est ainsi possible de trouver des tubes criblés dans la moelle dès le neuvième nœud, c'est-à-dire à environ 1 m du sommet de la tige. Dans la plupart des tiges étudiées, ce liber apparaissait du neuvième au dix-huitième nœud ; nous reviendrons sur cette question dans le chapitre des discussions.

Les tubes criblés, d'un gros calibre, auxquels sont accolées les petites cellules compagnes, sont très nombreux. Ils sont disposés en rangées radiales, soudés les uns aux autres ou séparés par quelques cellules de parenchyme. Les alignements de tubes criblés sont bordés par les rayons.

BOIS. DATE D'APPARITION. ASPECT. — Les massifs libériens sont complètement développés lorsque les cellules lignifiées apparaissent. Elles se différencient au plus tôt vers le vingt-cinquième nœud et, généralement, beaucoup plus tard, au-delà du soixante-septième nœud, comme dans l'échantillon pris en exemple.

Les premières cellules lignifiées produites sont du parenchyme et des fibres, puis le bois se constitue normalement avec vaisseaux et rayons. Les vaisseaux ont un gros calibre ($260\ \mu$) identique à celui des vaisseaux les plus récents du bois périaxial.

Ce massif ligneux se forme sur la face externe du cambium médullaire, il a une différenciation anormale centripète : les faisceaux libéro-ligneux médullaires sont des faisceaux inverses. Au moment de l'apparition du bois, les différents massifs libériens sont réunis en deux grosses masses séparées par la moelle. Il se développe donc seulement deux faisceaux inverses.

La différenciation du bois médullaire coïncide avec la fragmentation de l'anneau ligneux axial.

c. Fragmentation du bois. — **DATE.** — L'anneau ligneux axial se brise à des distances variables du sommet, suivant l'importance des ramifications latérales. Cette rupture peut exister dans un rameau de 3 mm sur 4,5 mm, alors que, dans la tige décrite ici, il n'y a de fragmentation qu'au delà du nœud 67, dans la tige de 4,5 mm $\times$ 7 mm : les deux rameaux d'égale importance (3 mm $\times$ 5 mm) qui arrivent au nœud 67 ne montrent aucun indice de rupture.

MÉCANISME. — L'anneau ligneux axial entoure une moelle rectangulaire et se brise aux quatre angles de cette moelle (fig. 26). Nous avons vu que les deux plus grands arcs (arcs 1 et 3) de cet anneau étaient recouverts de bois périaxial beaucoup plus épais que les formations secondaires peu lignifiées qui surmontent les arcs 2 et 4. La résistance du bois n'est donc pas égale en tous ses points, il a naturellement tendance à se briser aux angles, à la limite entre la zone épaisse et la zone mince. Suivant les individus, la déchirure se fait du premier coup dans un ou plusieurs

angles, mais les quatre angles se brisent toujours dans l'intervalle de quelques entre-nœuds.

CAUSES. — Nous venons de voir que la situation des points déchirés pouvait s'expliquer du point de vue mécanique. Mais sous l'influence de quelles forces cette fragmentation a-t-elle lieu ? (1)

La forte augmentation du volume de la moelle (due au développement du liber médullaire) peut intervenir. Cependant, dans le cas d'une force centrifuge agissant à l'intérieur de l'anneau, la fente devrait débiter sur son bord externe. Or, à aucun moment, l'on n'aperçoit de fente vide et ouverte vers l'extérieur : toutes les fentes rencontrées ont les bords équidistants sur toute l'épaisseur de l'anneau et elles sont toujours remplies de parenchyme. De même, l'intervention de phénomènes mécaniques externes produirait aussi des fentes vides. Nous venons de citer le parenchyme qui remplit les fentes (2), ce tissu joue probablement un grand rôle dans la fragmentation du bois, aussi étudierons-nous son évolution au cours du vieillissement de la tige.



FIG. 29. — Fragment de coupe transversale de tige d'*Iodes liberica* : développement du parenchyme de remplissage. ($\times 300$.)

d. Parenchyme. — ORIGINE. — Ce parenchyme (fig. 29) pourrait provenir de la division de cellules médullaires qui se seraient infiltrées dans un espace libre causé par l'éloignement des lèvres du bois. Son origine pourrait aussi être dans le parenchyme qui se trouve immédiatement au contact du bord externe de l'anneau ligneux. Ce parenchyme externe est à la limite entre le liber des arcs 1 ou 3 et celui des arcs 2 ou 4, massifs libériens qui se rejoignent aux quatre angles par suite de la continuité du cambium et de l'étalement en éventail du bois périaxial.

(1) Nous n'aborderons ici ce sujet que superficiellement, car nous le reprendrons dans la troisième partie en tenant compte des autres phénomènes de déchirure que nous aurons rencontrés (p. 209).

(2) Jusqu'à présent, nous avons donné le nom de « parenchyme de remplissage » à ce tissu cellulosique à cause de sa situation dans les fentes du bois.

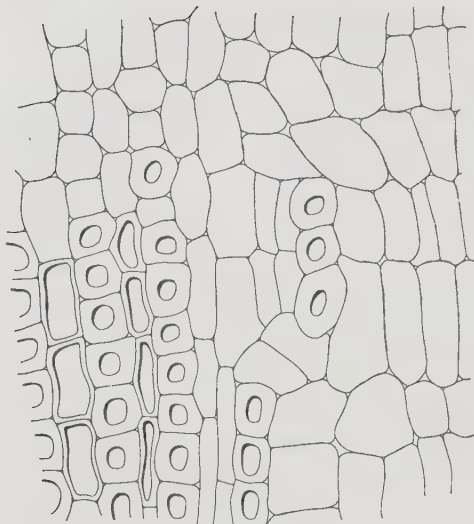


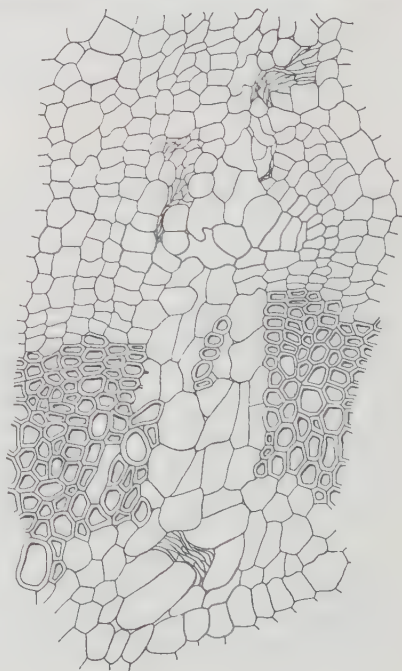
FIG. 30. — Fragment de coupe transversale de tige d'*Iodes liberica* : entre deux rangées de fibres un rayon s'est délignifié séparant des fibres par deux cellules cellulosiques (dans le bas). Au centre, ces cellules se sont divisées et isolent un groupe de trois fibres au milieu du parenchyme. ($\times 325$.)

cloisons anticlines et recommencent à s'allonger, elles écartent ainsi progressivement les lèvres de l'anneau ligneux axial. En même temps, elles s'infiltrèrent de plus en plus loin vers l'extérieur de la tige, à travers le liber. En fait, ce ne sont pas ces mêmes cellules de parenchyme qui s'avancent vers les tissus externes, ce sont les cellules des rayons celluloseux qui, sur place, sont progressivement atteintes par l'élargissement des régions internes et dont les cellules étirées tangentielle-ment se cloisonnent à leur tour (fig. 31).

FIG. 31. — Fragment de coupe transversale de l'angle d'une tige d'*Iodes liberica* : l'anneau ligneux axial est recouvert par du parenchyme. Les deux bords de cet anneau brisé sont séparés par des cellules de parenchyme nées de la différenciation et de la multiplication des cellules de rayon. L'hypertrophie a gagné ce rayon au-delà de l'anneau ligneux : les cellules du parenchyme tangentiel, grandes et dispersées sans ordre, se distinguent du parenchyme voisin dont elles écartent les rangées de cellules. ($\times 175$.)

La figure 29 ne nous permet pas d'admettre l'origine de ce parenchyme surnuméraire plutôt à l'intérieur qu'à l'extérieur, car il semble de toutes parts en continuité avec les cellules avoisinantes. Il est donc formé sur place par différenciation de cellules de parenchyme ligneux ou d'un rayon (fig. 30). Les rayons sont nombreux et il en existe toujours dans chacun des angles de l'anneau ligneux axial. Il y a d'ailleurs une tendance très nette à la dislocation de l'anneau ligneux dans les angles, tendance qui se traduit par de petites fissures au voisinage du lieu de rupture.

RÔLE. — Ces cellules de parenchyme s'allongent tangentielle-ment, puis elles se coupent de



Ce parenchyme, qui apparaît de proche en proche de l'intérieur vers l'extérieur, suivant divers rayons de la tige, n'est pas réellement un tissu de « remplissage » puisqu'il est formé sur place. Pour la même raison, il est difficile aussi de le qualifier de « surnuméraire ». C'est cependant un tissu apparu tardivement et d'une façon anormale par cloisonnements périlines de cellules qui n'avaient subi aucune modification depuis leur naissance par cloisonnement anticline à partir du cambium. Nous proposons donc d'appeler simplement ce parenchyme : *parenchyme tangentiel*.

Ce parenchyme atteint un grand développement dans les tiges âgées. Ses cellules bien alignées en direction tangentielle rejoignent les arcs de l'anneau ligneux parfois écartés l'un de l'autre par des distances supérieures à leur propre longueur (1,5 mm).

e. Fragmentation du bois périaxial. —

Dans une tige âgée, de 11 mm sur 15 mm de section, les arcs de l'anneau ligneux axial sont ainsi très éloignés l'un de l'autre et de nouvelles fragmentations commencent à s'y produire. La figure 32 représente le début de la formation d'une de ces fentes. Il est bien évident, dans ce cas, que le parenchyme ne provient pas de l'extérieur qui est lignifié sur de nombreuses couches au-dessus de la fente. Il ne provient pas, non plus, de la région médullaire, car il apparaîtrait un bouleversement dans la disposition des cellules de cette région, or il n'en est rien. Une fente longue d'une centaine de microns s'est produite dans l'arc ligneux axial à partir des tissus cellulotiques de sa face interne.

Cette fente est due à la digestion de quelques cellules d'un rayon ou à leur déchirement (des fragments de membranes de ces cellules restent encore accrochés aux cellules voisines). Par suite de l'apparition de cette fente, d'autres cellules du rayon, restées vivantes, ou des cellules du parenchyme au contact du vaisseau, ont augmenté de volume et se sont allongées dans la fente. Ces cellules de parenchyme ayant continuellement tendance à augmenter de volume, exercent une force qui entraîne à la division les cellules superposées du rayon. La fente garnie de parenchyme progresse ainsi de proche en proche à travers l'arc axial puis, au-dessus de lui, dans le bois périaxial. Dans ce dernier, la fente passe naturellement par les

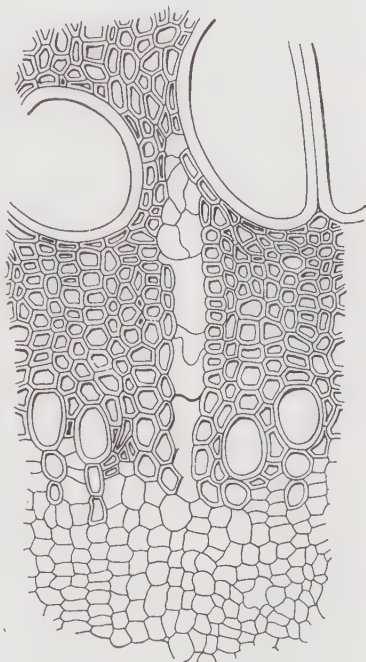


FIG. 32. — Fragment de coupe transversale de tige d'*Iodes liberica*. Une fente apparue dans le bois axial gagne le bois périaxial à gros vaisseaux. Cette fente est partiellement remplie par des cellules du parenchyme provenant de la délignification et division de cellules encore vivantes. ($\times 175$.)

zones de moindre résistance, c'est-à-dire par les îlots de parenchyme restés à l'état cellulosique.

Des fentes se produisent aussi dans les arcs 2 et 4 de l'anneau axial recouverts de parenchyme ligneux resté presque entièrement à l'état cellulosique. Le phénomène est le même : les cellules d'un rayon s'accroissent, se divisent, écartent de plus en plus les cellules du parenchyme (1) qui, primitivement, étaient séparées par une seule rangée de cellules. La

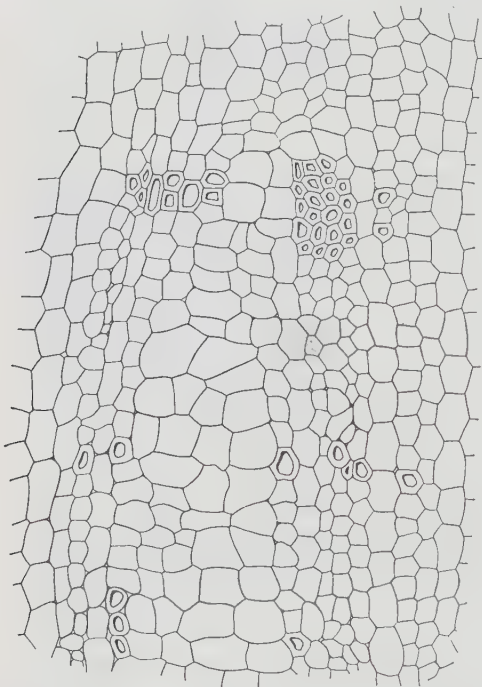


FIG. 33. — Fragment de coupe transversale de tige d'*Iodes liberica*. Le parenchyme tangentiel gagne à travers les cellules de parenchyme ligneux resté cellulosique, correspondant à l'une des faces 2 ou 4 de la tige. ($\times 175$.)

figure 33 indique la progression centrifuge de ce parenchyme tangentiel à travers les cellules aux membranes cellulosiques auxquelles sont mêlées de rares cellules lignifiées. La pointe extrême du parenchyme tangentiel se trouve au niveau des cellules lignifiées de la partie supérieure du dessin. Au-dessus de ces cellules lignifiées, les cellules ont leur aspect normal. A leur niveau, quatre cellules à parois cellulosiques sont déjà hypertrophiées. Au-dessous, les cellules du rayon primitif sont hypertrophiées et cloisonnées.

Dans une tige de cet âge, ce parenchyme tangentiel à développement très rapide a donc divisé l'anneau axial en de nombreux fragments. Il pénètre dans le bois périaxial et, s'ajoutant aux zones radiales restées cellulosiques, il divise ce bois en plusieurs faisceaux. Mais ce parenchyme tangentiel n'est

encore parvenu au liber externe qu'en un seul point. Il sépare aussi des zones de bois périaxial du fragment axial.

f. Cambium apparu dans ce parenchyme. Différenciation de liber et de bois. — Dans ce parenchyme à développement tangentiel, il apparaît par places des segments cambiaux séparés du bois périaxial par quelques couches de cellules. Lorsque le parenchyme est suffisamment développé et a pénétré profondément dans le bois, quelques cellules se cloisonnent sans s'allonger tangentiellement, formant ainsi l'ébauche d'une zone cambiale

(1) Sur la figure 33, ces cellules se distinguent facilement des cellules du parenchyme tangentiel qui sont beaucoup plus grosses.

sur quatre à cinq cellules de front. Ce cambium différencie du liber sur sa face externe (du côté opposé au bois périaxial le plus proche). Les gros tubes criblés de ce liber sont très nets. Les cloisonnements cambiaux gagnent radialement un plus grand nombre de cellules et, plus tard, du bois se différencie sur la face interne du cambium. Le segment cambial a ainsi donné naissance à un faisceau libéro-ligneux à développement tangentiel (fig. 34).

Les cloisonnements, gagnant de proche en proche, rejoignent les segments cambiaux des faisceaux inverses médullaires. Le liber et le bois ne

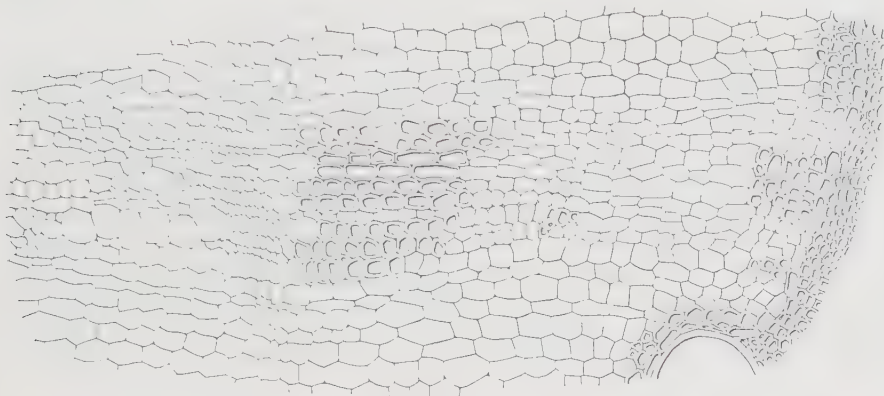


FIG. 34. — Fragment de coupe transversale de tige d'*Iodes liberica*. Dans le parenchyme surnuméraire développé sur les flancs du bois périaxial (à droite), une zone cambiale a donné naissance à un faisceau libéro-ligneux à développement tangentiel (liber à gauche, bois à droite). Les rangées de fibres du bois périaxial et du bois de ce faisceau ont des directions orthogonales. ($\times 125$.)

se développent pas sur toute la longueur, le faisceau libéro-ligneux tangentiel garde une surface très limitée.

De tels faisceaux tangentiels peuvent se développer sur toutes les faces du bois périaxial : faces latérales primitives et faces supplémentaires apparues à la suite de la division en faisceaux du massif périaxial.

5° Conclusion de cette étude — L'étude détaillée de l'évolution de la structure de la tige d'*Iodes* au cours de sa vie a donc montré que :

- 1° Il peut se former une zone cambiale dans les cellules différenciées, mais primaires de la périphérie de la moelle ;
- 2° Ce cambium donne naissance à des faisceaux libéro-ligneux inverses ;
- 3° L'anneau ligneux axial et le bois périaxial sont susceptibles de se briser en de nombreux points ;
- 4° La fragmentation du bois est due, en grande partie, à une reprise brusque d'activité des cellules des rayons ou du parenchyme ligneux, restées vivantes, et qui s'accroissent et se divisent rapidement ;
- 5° Ces cellules à division rapide forment un parenchyme « surnuméraire » à développement tangentiel, que nous appelons « parenchyme tangentiel » ;

6° Dans ce parenchyme tangentiel, il apparaît des segments cambiaux qui produisent des massifs libéro-ligneux tangentiels. Ces segments cambiaux s'allongent et se rattachent progressivement aux autres zones cambiales.

Dans une tige âgée, les tissus conducteurs sont donc fragmentés en faisceaux libéro-ligneux séparés les uns des autres par du parenchyme et presque entièrement entourés de cambium. Entre ces faisceaux, quelques petits massifs libéro-ligneux à développement tangentiel sont noyés dans le parenchyme. Au centre, deux faisceaux inverses occupent l'emplacement de la moelle qu'ils ont divisée en deux parties et repoussée sur leur face latérale.

En fait, cette dispersion du bois n'apparaît qu'après un examen détaillé au microscope. Une simple observation à l'œil nu d'une section transversale révèle une tige aplatie dont le petit axe est occupé par une large bande de tissu d'une couleur analogue à celle des tissus cellulotiques périphériques. Deux ailes de bois sont étalées de part et d'autre de ce petit axe.

Dans cette structure des « tiges à bois déchiré », il y a donc principalement abondance de parenchyme à travers toute la surface de section, formation de deux faisceaux inverses, à bois et liber bien développés au centre de la tige et fragmentation du bois, mais l'ensemble du bois est encore peu dispersé. Cette dispersion atteint son plus haut degré dans les « tiges à bois dispersé » dont l'étude suit celle-ci.

VI. — Tiges à bois dispersé.

La plus grande complication du *zerteilte Holzkörper* de SOLEREDER correspond à une masse ligneuse divisée en un très grand nombre de cordons. Cette dispersion des faisceaux conducteurs au sein d'un tissu mou a amené les observateurs à comparer la section de telles tiges à celle d'un câble téléphonique.

Cette structure a été reconnue spécialement chez une Légumineuse (*Bauhinia*), des Malpighiacées (*Banisteria*, *Tetrapteris*), des Bignoniacées et des Acanthacées (*Afromendonia*, *Mendonia* et *Thunbergia*).

Les principaux problèmes posés par cette structure ont déjà été énoncés à propos des tiges à bois déchiré. Plusieurs auteurs ont essayé de les éclaircir par l'observation d'Acanthacées, les théories émises seront donc confrontées au cours du chapitre réservé à cette famille (p. 166).

La liane choisie ici comme type pour l'étude des « tiges à bois dispersé » est aussi une Acanthacée, l'*Afromendonia iodoides* S. Moore.

1° *Plante type* : *Afromendonia iodoides* S. Moore (Acanthacées). **Généralités.** — Cette Acanthacée est une liane volubile de la forêt dense hygrophile. Quoique ses tiges atteignent un calibre de 70 mm, elles sont cependant très faciles à couper. La surface de section révèle de nombreux massifs libéro-ligneux dispersés sans ordre dans un tissu analogue à celui

de l'écorce : le bois paraît si tendre à cause de cette abondance de parenchyme. L'étude des jeunes tiges permet de découvrir un plan de croissance bien défini dans ce désordre apparent.

2° Tiges jeunes. Évolution de la structure. — La très jeune tige, de 1 mm, a une section carrée, ce qui est surtout dû à un développement un peu plus important du parenchyme cortical en quatre points. Les vaisseaux du protoxylème pointent dans la moelle cellulosique. Ils sont réunis extérieurement par un anneau lignifié continu de quatre à cinq assises de cellules. Les quatre massifs de protoxylème les plus développés correspondent aux quatre angles de la tige. Le cambium commence à former les premiers vaisseaux du bois périaxial qui se différencient aussi dans les quatre angles.

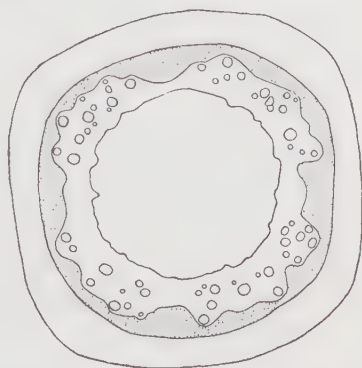


FIG. 35. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 2 mm d'*Fromendonia iodoides*. Le bois périaxial se développe en quatre massifs.

Le bois de la tige de 2 mm de section a des contours lobés (fig. 35). Entre les quatre angles, le cambium forme plus activement du liber que du bois,



FIG. 36. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Fromendonia iodoides*. Liber garnissant une cuvette du bois. ($\times 300$)

mais son activité en direction du bois ne cesse pas complètement, il se produit ainsi dans le bois des anfractuosités garnies de liber. Le cambium suit sans interruption la lisière du bois et la production de liber dans les anfractuosités compense la production de l'ensemble bois et liber des

régions voisines, le péricycle est donc toujours circulaire. Le liber des cuvettes est plus riche que le liber voisin en fibres aux parois très épaisses (fig. 36 et 37). La masse ligneuse du fond des anfractuosités est presque

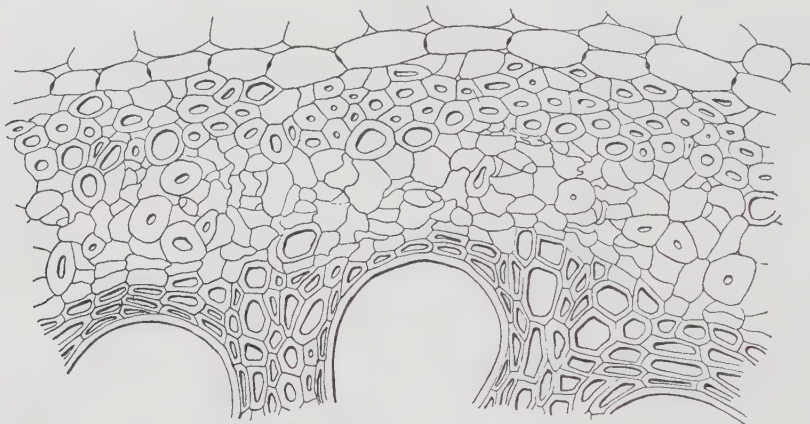


FIG. 37. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Afromendoncia iodoides*. Liber recouvrant le bois périaxial. ($\times 300$.)

uniquement formée de fibres trachéides, de parenchyme et de rayons (en tout quatre à cinq assises cellulaires), les vaisseaux y sont extrêmement rares ; tandis que dans les régions voisines, les quelques pores sont entourés

par douze à quinze assises. La tige de cet âge comprend donc, déjà, quatre masses poreuses (1) séparées par quatre arcs de bois dépourvus de vaisseaux (fig. 35). Le bois périaxial n'a pas une croissance régulière et des cuvettes commencent à s'y dessiner. Le cylindre central est entouré par un anneau sclérifié continu, le péricycle. Les cadres de CASPARY de l'endoderme sont bien visibles. Le parenchyme cortical est lacuneux, il est limité vers l'extérieur par un anneau de fibres hypodermiques. L'épiderme cellulosique est formé par une à deux assises de cellules et est surmonté de quelques grands poils sclérifiés, ramifiés, typiques des Acanthacées.



FIG. 38. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 4 mm d'*Afromendoncia iodoides*. Les quatre lobes de bois périaxial sont creusés de sillons profonds.

Lorsque la tige vieillit, le nombre des assises lignifiées augmente sur toute la circonférence, mais les quatre anfractuosités principales du bois s'accroissent. Dans une tige de 3 mm,

(1) C'est ce bois à gros pores que nous avons coutume d'appeler « bois périaxial ». Il y a donc, ici, quatre ailes de bois périaxial.

le bois privé de vaisseaux du fond des anfractuosités comprend environ quinze assises de fibres et l'activité du cambium doit y cesser complètement à cet âge, car le nombre d'assises lignifiées n'augmente plus par la suite.

A la face interne de l'anneau lignifié, les faisceaux vasculaires primaires (14 environ) pointent dans la moelle et sont entourés de petites cellules

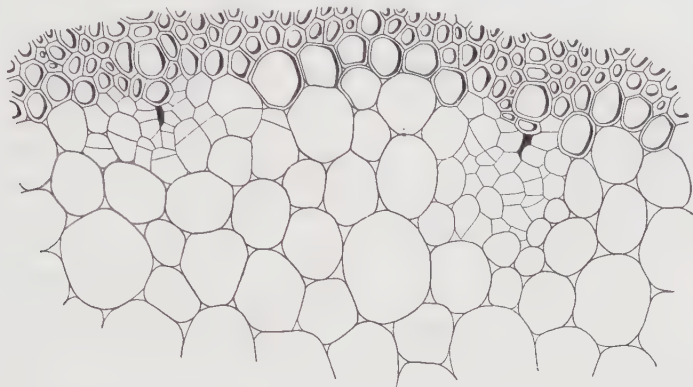


FIG. 39. — Fragment de coupe transversale d'*Afromendonia iodoides*. Les premiers cloisonnements de la périphérie de la moelle se produisent en face des pôles vasculaires. ($\times 175$.)

polygonales améatiques, de parenchyme fasciculaire. La moelle est cellulosique et le reste pendant toute la croissance de la plante. Elle est normalement formée au centre de grandes cellules arrondies, les cellules du tour sont plus petites, mais toutes, jusqu'à la limite du bois, ont des méats.



FIG. 40. — Fragment de coupe transversale d'*Afromendonia iodoides*. Les cloisonnements des cellules de la périphérie de la moelle gagnent progressivement entre les pôles ligneux. ($\times 175$.)

Dans les tiges un peu plus âgées (tige de 4 mm, fig. 38), le nombre des assises lignifiées des massifs de bois périaxial, riches en vaisseaux, augmente progressivement. En face des régions privées de vaisseaux, le cambium ne forme plus de bois, mais la masse libérienne, chargée de nombreuses fibres, continue à s'accroître. Malgré l'augmentation de diamètre de la tige, le péricycle reste continu, tandis que l'anneau de fibres hypodermiques se scinde en de nombreux tronçons. Une zone génératrice subéro-phello-

dermique apparaît immédiatement au-dessous de ces fibres et donne naissance à plusieurs assises de liège et de phelloderme. Le liège repousse les fibres vers l'extérieur et l'épiderme se sclérifie.

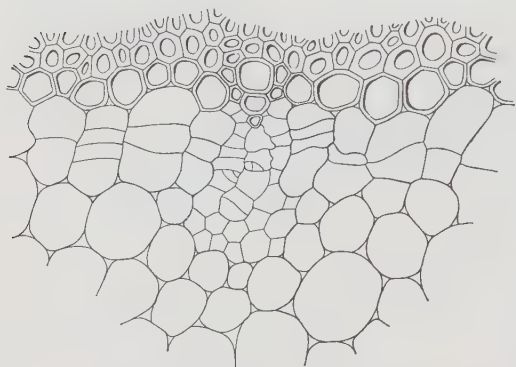


FIG. 41. — Fragment de coupe transversale d'*Afro-mendoncia iodoides*. Apparition des premiers tubes criblés médullaires. ($\times 175$.)

Lorsque les rameaux atteignent 4,5 mm à 5 mm, il apparaît quelques cloisonnements péricleines à la lisière des massifs de parenchyme fasciculaires (fig. 39). Ces premiers cloisonnements périmédullaires se manifestent toujours en face des faisceaux primaires et ils peuvent se produire à peu près simultanément en bordure de deux faisceaux voisins ou très éloignés l'un de l'autre.

Au cours de la croissance, la moelle est devenue rectangulaire et il se forme une zone cambiale continue sur une grande longueur de sa périphérie (fig. 40). Ce cambium n'enveloppe jamais complètement la moelle ; il forme deux demi-ellipses le long des deux grands côtés de la moelle et ces deux fragments restent constamment écartés l'un de l'autre par quelques cellules de parenchyme. Le cambium périmédullaire donne naissance à de petits massifs libériens à différenciation centrifuge en face des pôles vasculaires primaires. Quelques tubes criblés sont déjà bien différenciés avant l'apparition des cellules lignifiées (fig. 40 et 41). Ces dernières ont une différenciation centripète, d'où la formation de faisceaux cribro-vasculaires inverses autour de la moelle (fig. 43). Au cours du vieillissement, plusieurs petits massifs libéro-ligneux se réunissent en un seul et l'ensemble des faisceaux inverses forme alors quatre massifs, un en face de chaque angle de la tige.

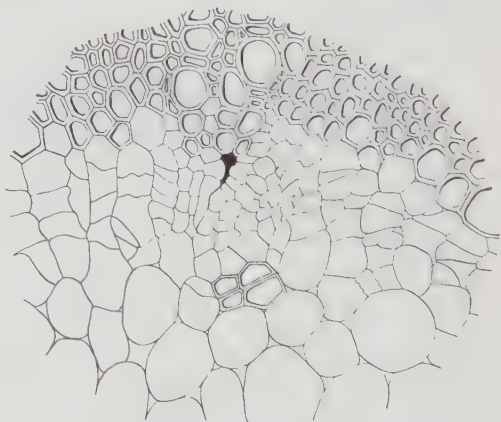


FIG. 42. — Fragment de coupe transversale d'*Afro-mendoncia iodoides*. Des fibres se différencient en même temps que les tubes criblés dans le liber de la périphérie de la moelle. ($\times 175$.)

Dès l'apparition des premières cellules lignifiées périmédullaires, l'anneau ligneux se fend sur toute son épaisseur en bordure d'une des quatre régions

interfasciculaires pauvres en vaisseaux (1). Du parenchyme cellulosique remplit immédiatement cette fente, il s'accroît rapidement et en écarte les bords.

A un âge donné, les faisceaux internes n'ont pas tous le même développement : la figure 43 représente une coupe dans laquelle un seul faisceau a son bois développé, les autres sont réduits à du liber. La première fente se produit près de ce faisceau et, par la suite, l'anneau ligneux se déchire successivement au fond de chacune des trois autres val-
lécules libériennes principales. Lorsque les tiges atteignent environ 6 mm (fig. 44), elles sont constituées par quatre masses riches en vaisseaux, profondément lobées, séparées l'une de l'autre par du parenchyme de dilatation



FIG. 43. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 5 mm $\times$ 6 mm d'*Fromendondia iodoides*. Le liber médullaire est bien développé. L'anneau ligneux axial s'est brisé de chaque côté du massif ligneux inverse unique.

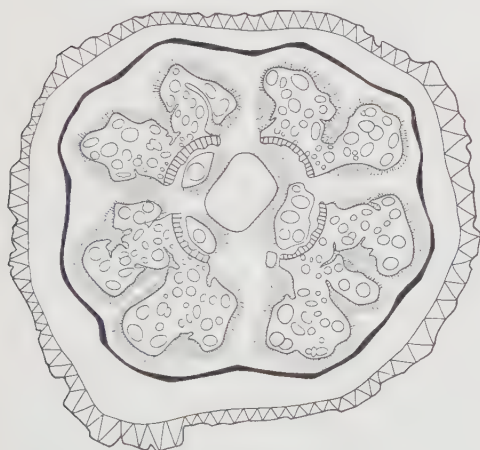


FIG. 44. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 6 mm d'*Fromendondia iodoides*. Les quatre masses de bois périaxial, riches en vaisseaux, sont profondément lobées. Sur leur face interne, trois massifs libéro-ligneux inverses sont bien développés, dans le quatrième, le liber existe seul.

particulièrement développé entre les bords de l'anneau axial. Les faisceaux sont entourés de liber partout où il existait avant leur séparation : il enveloppe tout le bois à gros pores, seules les faces radiales et internes du bois de première formation en sont dépourvues. Le cambium de chaque faisceau continuant à fonctionner, le bois s'épanouit en éventail ; parfois il a tendance à prendre un tel développement tangentiel que l'ensemble bois-liber est repoussé par le parenchyme de dilatation interfasciculaire, le faisceau se replie alors sur lui-même et donne lieu à des formes curieuses comme celles des faisceaux en bas à gauche de la figure 45.

En face de chaque arc du bois axial se trouve, du côté de la moelle, un faisceau inverse dont le bois n'est

(1) Nous étudierons plus loin, page 68 et suivantes, ce phénomène de fragmentation et de pénétration du parenchyme.

séparé des vaisseaux primaires que par deux à quatre assises de parenchyme à petits méats. La moelle est restée intacte au centre de la tige, elle est presque complètement entourée par le liber des faisceaux inverses. En quatre régions, elle est atteinte par le parenchyme de dilatation très développé entre les faisceaux, de la moelle au péricycle (fig. 44).

Dans une tige plus âgée (8 mm $\times$ 9,5 mm, fig. 45), une nouvelle zone génératrice apparaît entre les pôles du protoxylème et les faisceaux inverses. Elle produit de nouveaux faisceaux inverses qui repoussent vers l'extérieur les massifs ligneux primitifs. Le parenchyme en bordure du bois

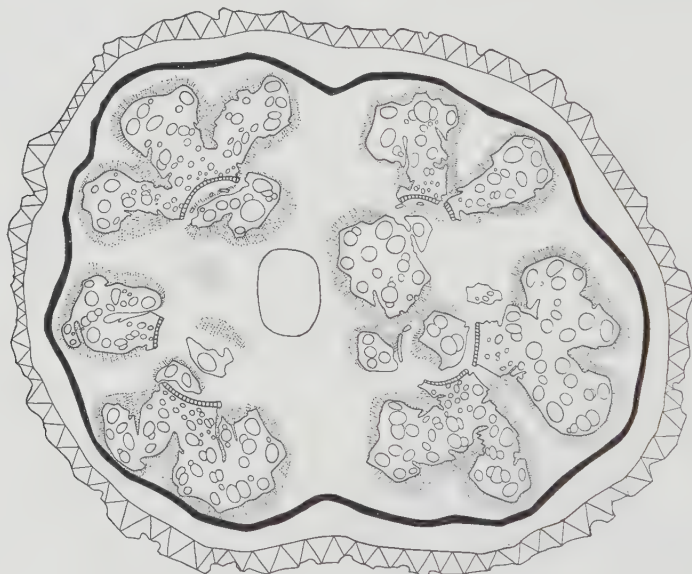


FIG. 45. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 8 mm $\times$ 9,5 mm d'*Afromendonia iodoides*. Les massifs de bois périaxial, toujours unis aux arcs de bois axial (hachures droites), sont séparés les uns des autres par du parenchyme tangentiel et du parenchyme radial qui ont pris un développement considérable. Trois des massifs ligneux ont subi une nouvelle fragmentation.

primaire garde toujours son pouvoir de division puisque c'est en son sein qu'apparaissent toutes les zones cambiales. Simultanément à ces cloisonnements cambiaux générateurs de liber et de bois, se produisent de nouveaux déchirements du bois. Chacune des quatre masses ligneuses primitives est profondément lobée, et c'est au fond de ces vallécules qu'apparaissent les fissures dans lesquelles pénètre le parenchyme.

En résumé, plus la tige vieillit, plus il se forme de faisceaux successifs périnédullaires, et plus l'anneau ligneux primitif se déchire en de nombreux fragments. Chaque cambium a d'ailleurs une vie assez courte, car les faisceaux n'ont jamais un très grand développement.

Les faisceaux de bois périaxial ne peuvent pas se déchirer un nombre illimité de fois. Les figures 44 et 45 montrent que les faisceaux sont très

profondément lobés et les déchirures se produisent au fond des sillons. Le nombre maximum des faisceaux externes de la tige adulte est donc égal au nombre des lobes du bois périaxial (12).

Au cours du vieillissement de la tige, l'écart entre les faisceaux prend des dimensions considérables, le parenchyme surnuméraire s'allonge alors démesurément en direction tangentielle. La longueur de ce parenchyme sur la section transversale d'une tige de 8 mm est égale à deux fois ou deux fois et demi la longueur des arcs de l'anneau de bois axial qu'il réunit (fig. 45). L'allongement tangential de ses cellules permet de le distinguer

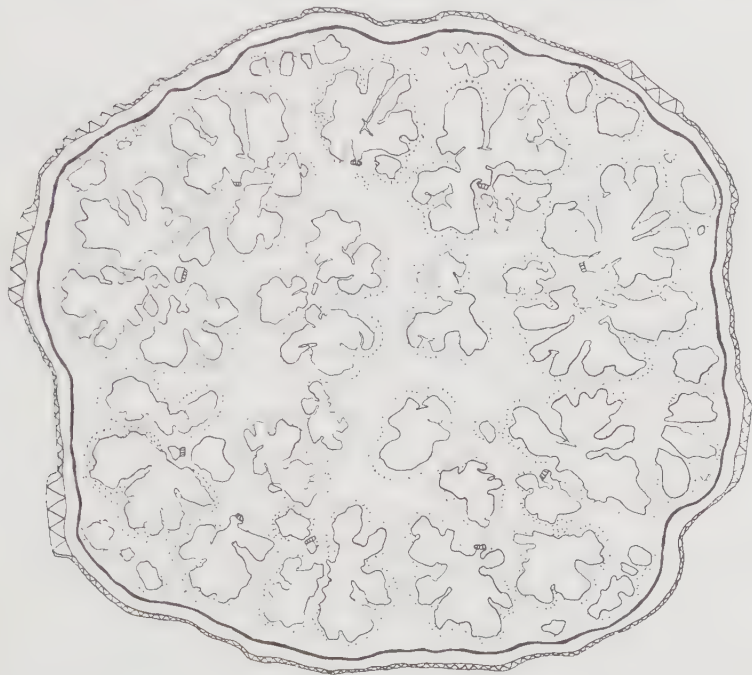


FIG. 46. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 40 mm d'*Afromendocia iodoides*.

nettement au milieu des autres tissus, c'est pourquoi nous préférons lui donner le nom de « parenchyme tangential » (1).

La tige âgée est donc constituée par un grand nombre de cordons libéro-ligneux (tige de 40 mm, fig. 46). Les fragments du bois périaxial primitif sont près de la périphérie et de nouveaux massifs apparaissent sur leur face externe. Les faisceaux inverses les premiers formés entourent la moelle qui persiste à l'état cellulosique au centre de la tige. Entre ces deux séries de faisceaux se sont développés d'autres faisceaux inverses. À partir du moment où la tige est adulte (gros pores), tout le bois formé a la même constitution.

(1) Nous avons employé la même appellation pour le parenchyme qui se développait d'une manière analogue dans la tige d'*Iodes liberica* (cf. p. 55).

3° *Tige adulte. Étude du bois.* — Dans la tige de 8,5 mm, l'épiderme sclérifié est encore visible sur quelques secteurs. L'hypoderme fibreux est réduit à l'état d'arcs isolés. Le suber est formé par huit à dix assises de cellules à parois minces. Cette zone subéro-phellodermique recouvre le parenchyme cortical constitué par un tissu lâche, à petites lacunes, parsemé de cellules sclérifiées isodiamétriques, à parois minces.

Le péricycle est un anneau continu de brachysclérides (épais de deux à quatre cellules) dont l'assise externe est mêlée à des fibres très longues.

Le liber est parsemé de très nombreuses fibres, très allongées, et de quelques îlots de cellules sclérifiées à parois minces. Les tubes criblés sont coupés de plages criblées composées, obliques.

Le bois est formé par quatre massifs en croix, profondément lobés vers l'extérieur, certains ont tendance à se scinder en deux. Vis-à-vis de ces

massifs, du côté de la moelle, se trouvent les quatre faisceaux inverses

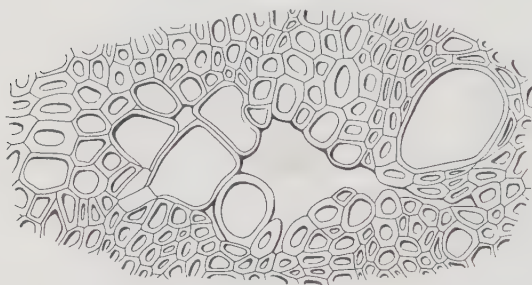


FIG. 47. — Fragment d'une coupe transversale d'une tige d'*Afromendocia iodoides* montrant une lacune dans le bois, se garnissant de thylles. ($\times 200$.)

Les vaisseaux sont isolés, rarement accolés par deux ou trois en direction tangentielle. Ils sont nombreux, courts (290 μ), d'un diamètre moyen (190 μ , de 122 μ à 250 μ). Quelques thylles cellulósiques les obstruent. Les perforations sont simples et à peine obliques. Les ponctuations

aréolées entre vaisseaux sont disposées en files obliques, elles sont fines (5,4 μ), celles entre vaisseaux et rayons sont simples et moyennes (9 μ). Les pores, à membranes minces, ont un contour arrondi avec une tendance à être anguleux. Entre ces gros vaisseaux, d'autres vaisseaux beaucoup plus étroits (30 μ) sont disposés en files radiales de deux à six éléments. Ces vaisseaux, aux extrémités effilées, communiquent entre eux par des perforations simples très obliques. Les fibres trachéides à ponctuations aréolées à orifices croisés sont courtes (600 μ), très étroites (20 μ), leur membrane est d'épaisseur moyenne. De nombreuses fibres septées courtes (400 μ à 500 μ), étroites, ont une paroi plus mince. Le parenchyme ligneux est rare, circumvasculaire. Les rayons sont nombreux (12 par mm). Ils sont unisériés, homogènes, du type III. Ils sont très petits (400 μ), formés de huit cellules environ, et étroits. Le bois périaxial renferme des îlots de cellules restées à l'état cellulósique. Ces cellules semblent subir une digestion et sont progressivement remplacées par une grande cavité. Cette cavité se remplit alors de cellules sclérifiées analogues à des thylles (fig. 47).

Le bois des faisceaux inverses a exactement la même constitution que ce bois récemment formé des faisceaux normaux.

4° *Étude spéciale de l'anomalie.* — Dans les tiges d'*Afromendonia iodioides*, les premières étapes de l'anomalie sont les mêmes que chez *Iodes liberica* (cf. « Tiges à bois déchiré »). L'apparition du cambium périmédullaire est suivie de la différenciation de faisceaux libéro-ligneux inverses et de la fragmentation de l'anneau ligneux axial, puis du bois périaxial. Il se développe, aussi, du parenchyme surnuméraire et, dans ces « tiges à bois dispersé », il atteint un développement beaucoup plus grand que dans les tiges à bois déchiré. Nous passerons rapidement sur la description des divers phénomènes lorsqu'ils sont identiques à ceux de l'*Iodes* et nous insisterons sur le développement du parenchyme surnuméraire.

a. **Le cambium médullaire.** — DATE D'APPARITION. — Comme dans le cas étudié dans le chapitre précédent, le cambium périmédullaire apparaît toujours avant que ne se produise la fragmentation de l'anneau ligneux axial. Les premiers cloisonnements se manifestent dans les tiges de 3 mm à 5,5 mm (1).

ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT. — Des cellules de parenchyme fasciculaire, et surtout des cellules de la moelle immédiatement au contact de ce parenchyme, se coupent de cloisons périclinales. Ce phénomène se produit d'abord en face de l'un des principaux pôles de protoxylème (fig. 39) (2). Il apparaît presque simultanément au contact des pôles voisins et, à partir de ces foyers de division, l'aptitude à se cloisonner gagne de proche en proche les cellules médullaires en bordure du bois sur la moitié de la périphérie de la moelle (fig. 40). Généralement, le cambium de l'autre moitié se développe plus tardivement. Contrairement à ce que pensait GILG, il est certain que ce cambium périmédullaire ne provient pas du cambium externe dans le cas de l'*Afromendonia*, car il est constamment séparé de lui par l'anneau ligneux axial encore intact à cette époque.

Comme chez l'*Iodes*, les cloisonnements apparaissent donc en face des vaisseaux primaires. Ils se produisent généralement dans des cellules déjà différenciées à la limite du parenchyme fasciculaire et de la moelle (faisceau de gauche de la fig. 39 et fig. 42). Mais nous les avons rencontrés parfois dans les cellules du parenchyme fasciculaire au contact du bois et, dans ce cas, le nouveau cambium éloigne le parenchyme fasciculaire de l'anneau ligneux (fig. 41).

Les cloisonnements gagnent rapidement la périphérie de la moelle qui est alors entièrement bordée de cambium excepté en deux points opposés où quelques cellules ne se divisent jamais. Ce diamètre sans divisions cambiales périmédullaires tourne de 90° à chaque nœud.

(1) Cette variation dans le diamètre des tiges ne correspond pas uniquement au développement plus ou moins grand du bois, mais aussi aux variations de diamètre de la moelle (de 0,5 mm à 2 mm). Nous avons cependant constaté aussi des différences dans l'épaisseur du bois périaxial (0,5 mm à 1 mm) au moment de l'apparition de ce cambium.

(2) Les quatre pôles de protoxylème les plus volumineux, au-dessus desquels se sont développées les quatre ailes de bois périaxial, se trouvent en face des quatre angles de la tige qui est encore carrée à cet âge.

b. Faisceaux médullaires. Date d'apparition. Aspect. — **LIBER.** — Des cellules libériennes se différencient aussitôt après l'apparition des cloisonnements pérимédullaires (fig. 41). Des fibres, dont les parois s'épaississent très rapidement, naissent en même temps que les premiers tubes criblés (fig. 42). Les tubes criblés de ce liber pérимédullaire sont nombreux et semblables à ceux du liber externe.

Bois. — Les cellules lignifiées apparaissent par différenciation centripète à l'extérieur du cambium pérимédullaire peu de temps après la différenciation des cellules libériennes. Le bois des faisceaux inverses est identique au bois périaxial formé à la même époque : petits vaisseaux en files radiales, gros pores isolés, fibres, parenchyme et rayons. Ces massifs ligneux s'étalent en éventail comme le bois centrifuge et ont, comme lui, des contours irréguliers.

c. Fragmentation du bois. — **DATE.** — La rupture de l'anneau ligneux axial se produit dès l'apparition des premières cellules lignifiées médullaires, alors que, parfois, les massifs libériens sont encore réduits à quelques cellules. Ce phénomène apparaît au voisinage du trente-septième nœud, à 3 m environ de l'extrémité apicale de la tige.

MÉCANISME. — L'anneau axial se brise en un ou deux points généralement opposés (1). Ces points de rupture sont séparés de la moelle par le cambium pérимédullaire. Bientôt après, deux autres fentes apparaissent à égale distance des fentes précédentes. L'anneau axial est ainsi brisé en quatre arcs égaux. Comme chez l'*Iodes*, la rupture a lieu aux points de moindre résistance de la tige qui sont ici placés au fond des cuvettes libériennes : les quatre fentes radiales se trouvent donc en bordure des massifs de bois poreux ou dans le milieu de la zone privée de vaisseaux qui les sépare (fig. 43).

Contrairement aux observations faites sur l'*Iodes*, les fentes qui viennent d'apparaître chez l'*Afromendonia* sont vides sur presque toute leur longueur (fig. 48).

Dans le fragment de coupe d'une tige de 4 mm représenté par la figure 48, des cellules de rayons se sont hypertrophiées tangentiellement ; puis, radialement, tout en gardant leurs parois lignifiées, elles ont repoussé les fibres ligneuses du voisinage, ce qui a produit la disjonction de deux rangées de fibres et le déchirement de quelques cellules dont il reste encore des vestiges de parois. A partir de ce moment, les cellules encore vivantes du bois (parenchyme et rayons) s'allongent dans la fente, s'accroissent tangentiellement, se divisent et en écartent les bords (2).

(1) Parfois, cependant, ces deux points sont distants d'un quadrant. Mais nous ne pouvons donner de règle générale, n'ayant observé que dans peu d'échantillons ce début de rupture qui est très fugace.

(2) Ce phénomène sera étudié en détail au paragraphe *d* réservé au parenchyme.

Fréquemment, il ne se fait pas une seule fente en un point de l'anneau axial, mais deux très voisines, séparées l'une de l'autre par trois à quatre rangées de fibres. Le petit fragment de bois composé de ces fibres se trouve isolé et entouré de parenchyme de dilatation (fig. 49). A un autre niveau de la tige, ces fibres sont soudées au fragment principal, et plus la coupe

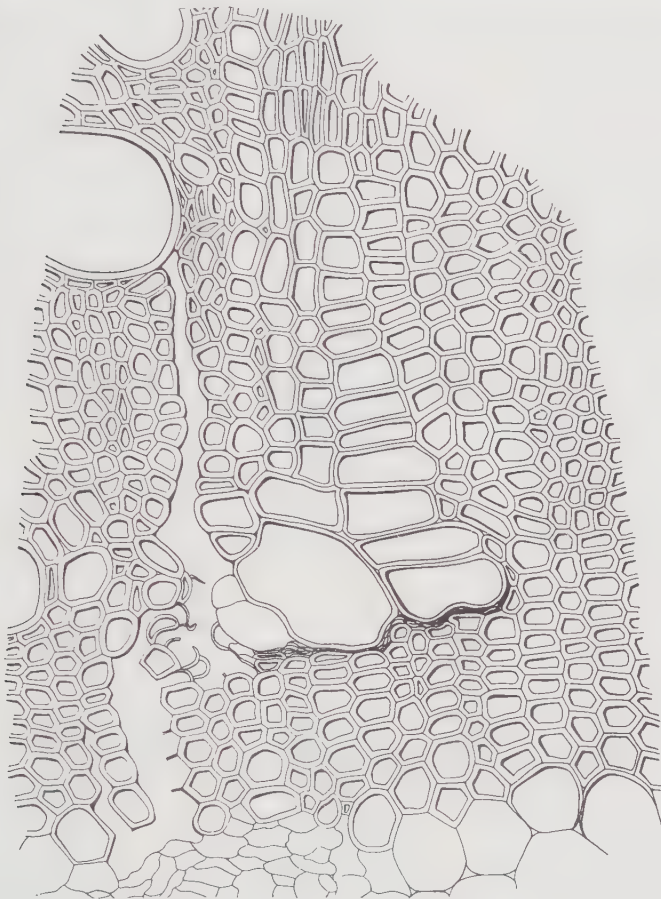


FIG. 48. — Fragment de coupe transversale d'une tige de 4 mm d'*Afromendoncia iodoides*. L'anneau ligneux commence à se fendre en bordure d'une aile de bois périaxial. La fente est vide. Des cellules sont déchirées. Les cellules d'un rayon s'hypertrophient ($\times 250$).

s'éloigne de ce point où il y a encore continuité, plus le petit fragment est isolé de la masse principale par le parenchyme de dilatation. C'est pourquoi il arrive de trouver quelques fibres ligneuses noyées au milieu d'une grande étendue de parenchyme.

CAUSES. — Dans ce type de tiges, l'augmentation de volume de la moelle est insignifiant au moment de la fragmentation de l'anneau ligneux axial ;

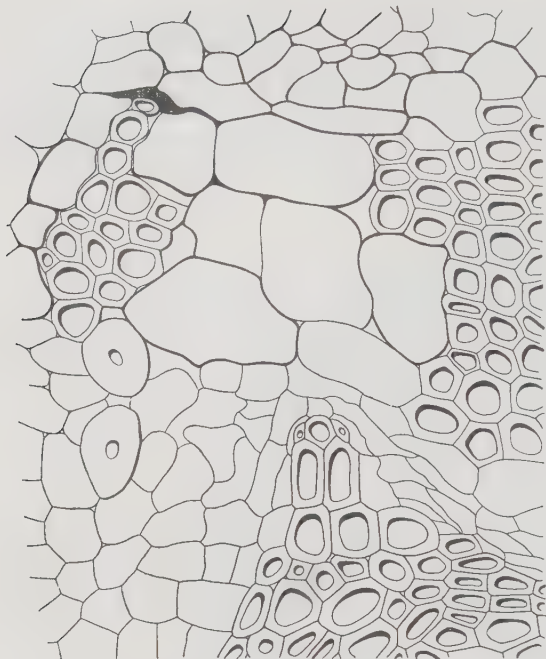


FIG. 49. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Afromendonia iodoides*. Quelques fibres (à gauche) ont été séparées de l'arc ligneux par du parenchyme tangentiel. En bas : le bois d'un faisceau inverse. ($\times 350$.)

cellules hypertrophiées du rayon sont encore lignifiées. Mais elles donnent rapidement naissance à des cellules à parois cellulosiques qui s'allongent en direction tangentielle, se coupent de cloisons anticlines et constituent

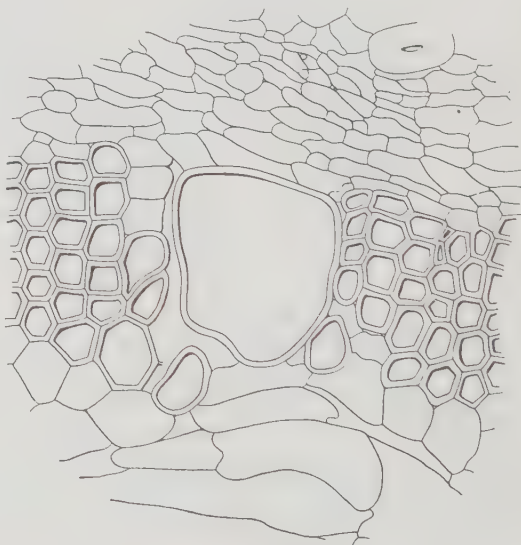


FIG. 50. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Afromendonia iodoides*. Au fond du sillon libérien, l'anneau ligneux axial est composé de peu d'assises. Une cellule de rayon fortement hypertrophiée provoque la fragmentation de cet anneau. ($\times 350$.)

nous ne pouvons donc faire intervenir une force centrifuge interne comme cause principale du déchirement (1). Les forces qui agissent sont dues à l'allongement tangentiel des cellules d'un rayon et à leur multiplication sur place (2). Ces forces internes, force centripète et force tangentielle, tendent à disjoindre les rangées de cellules qui ont une faible cohésion et dont les parois se déchirent facilement. Les fentes peuvent aussi être dues, en partie, aux mouvements de balancement et de torsion des tiges.

d. Parenchyme tangentiel. — ORIGINE. — Au début de la fissuration, les

(1) Nous verrons d'ailleurs plus loin que certaines tiges classées dans ce type structural ne possèdent pas de faisceaux médullaires (p. 105).

(2) Parfois elles atteignent une lacune préexistante, s'y multiplient activement et en écartent les bords.

le « parenchyme tangentiel ». Ces cellules proviennent donc de cellules de rayons ou de parenchyme ligneux. Mais un tissu cellulosique peut aussi être directement à leur origine. Si, à un niveau quelconque, une cellule de rayon s'hypertrophie et provoque la fissuration du bois au fond d'un sillon libérien, par exemple (fig. 50), la fente s'étend évidemment sur une certaine distance aux niveaux supérieurs et inférieurs et, à ces niveaux, du parenchyme s'infiltre entre ses lèvres (fig. 51). Ce parenchyme provient soit de l'intérieur, et il est dû au cambium périmédullaire, soit de l'extérieur et, dans ce cas, ce sont les quelques cellules restées cellulosiques sous le cambium du fond des sillons libériens qui se développent et remplissent la fente. Cette pénétration de parenchyme dans la fente est due au fait que toute cellule à contenu vivant, dont une paroi se trouve brusquement au contact d'une zone sans résistance (une fente dans le bois, par exemple), a tendance à s'accroître et à se diviser activement, donc à former un tissu qui remplit la lacune. Ce phénomène peut aussi bien se produire pour les cellules de parenchyme non lignifié du fond des sillons (fig. 52) ou pour des cellules de la périphérie de la moelle, suivant que la fente commence à apparaître d'un côté ou de l'autre de l'anneau ligneux. La pénétration peut aussi se faire simultanément des deux côtés (fig. 51 et 53).

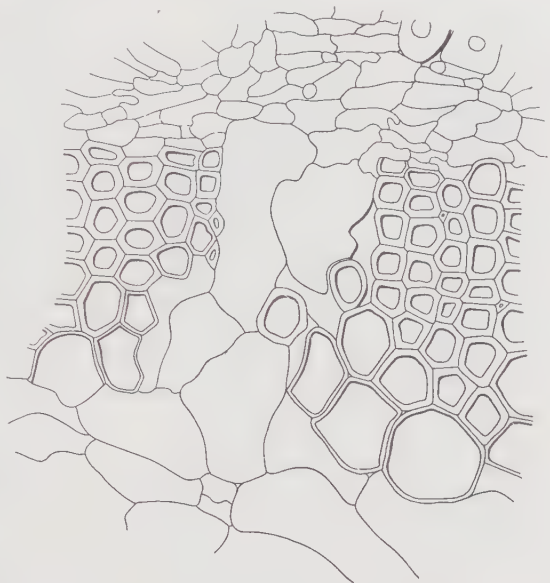


FIG. 51. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Afromendocia iodoides*. Du parenchyme provenant du fond du sillon libérien et de la moelle, pénètre entre les lèvres de l'anneau ligneux axial. ($\times 350$.)

RÔLE. — Ce parenchyme tangentiel se développe comme chez l'*Iodes* : ses cellules s'allongent et se cloisonnent autour de la moelle et écartent progressivement les lèvres de l'anneau axial (fig. 53). Dans une tige de 10 mm de section, les arcs de ce parenchyme atteignent 2 à 3 mm, alors que les arcs ligneux qu'il sépare ont moins de 1 mm (fig. 45). Les cellules de parenchyme, par leur multiplication active, éloignent les bords de la fente.

e. Parenchyme radial. — Les faisceaux s'éloignent les uns des autres en entraînant dans leur mouvement le liber qui les entoure. Le liber est bordé

extérieurement par du parenchyme mêlé à des fibres ; dans l'axe des sillons, ce tissu est comprimé entre les deux zones libériennes latérales. Lorsque les faisceaux s'écartent, ce parenchyme se développe rapidement et les rayons du liber voisin s'hypertrophient par augmentation de volume de leurs cellules. Ces rayons se joignent alors au parenchyme pour former entre les faisceaux un tissu à grandes cellules allongées radialement que l'on peut nommer « tissu de dilatation radial » par opposition au « tissu

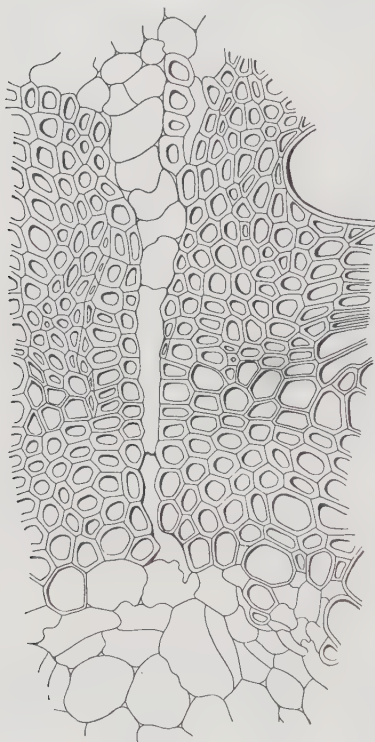


FIG. 52. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Afromendonia idioides*. Du parenchyme provenant du fond d'un sillon libérien, pénètre dans une fente du bois péri-axial. A son extrémité inférieure, la fente est encore vide. ($\times 250$.)

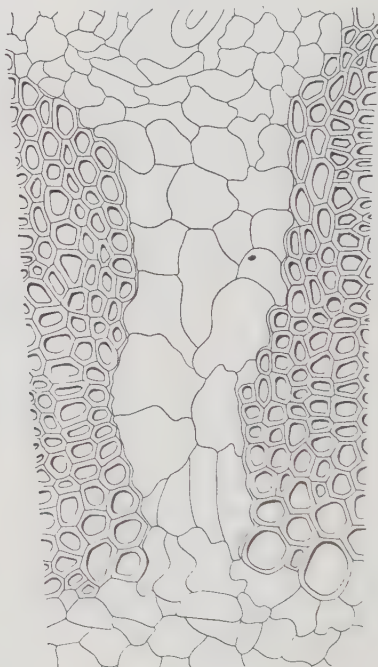


FIG. 53. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Afromendonia idioides*. Une fente large du bois est remplie de parenchyme provenant simultanément de l'extérieur et de l'intérieur. ($\times 250$.)

de dilatation tangentiel » ou « parenchyme tangentiel » qui relie les fragments de l'anneau ligneux axial. Ce tissu de dilatation radial est allongé entre le parenchyme situé immédiatement au-dessous du péricycle et le tissu de dilatation tangentiel, vers l'intérieur. Il semble même se continuer au-delà de ce tissu, vers la moelle, car il s'est produit un éloignement des faisceaux médullaires et du parenchyme les sépare jusqu'à la moelle.

Ce parenchyme radial est, comme le liber dont il provient directement, garni de fibres aux parois épaisses. Le parenchyme tangentiel en est dépourvu.

f. **Répartition des divers tissus.** — Sur la section transversale d'une tige de 8 mm $\times$ 9,5 mm, les tissus cellulósiques occupent une grande surface (fig. 45). Les quatre masses de bois périaxial se sont divisées à leur tour. Nous avons vu que ce bois était profondément lobé, il se fend au fond des sillons libériens les plus profonds (1). Cette nouvelle fragmentation du bois se fait de la même manière que celle de l'anneau axial (cf. p. 68).

A la même époque, de nouveaux segments cambiaux apparaissent entre l'anneau axial et le bois des faisceaux inverses et ils commencent à produire bois et liber inverses.

Les lobes des faisceaux périaxiaux se sont largement étalés et les parties les plus récentes se sont même repliées sur leurs faces latérales. Dans ce cas, le liber externe à différenciation centripète, suivant le mouvement du bois, passe par tous les intermédiaires entre la différenciation centripète et la différenciation tangentielle et il rejoint le liber superposé directement au bois axial et qui, à l'origine, se trouvait au fond des sillons. Le liber s'étale même sur les bords de la fente du bois axial, mais il ne traverse jamais complètement le parenchyme tangentiel dont une rangée de cellules reste intacte.

Chaque faisceau inverse s'est aussi étalé et le liber l'entoure sur toutes ses faces autres que celle vis-à-vis de l'arc de bois axial. La continuité du liber se faisant presque à travers le parenchyme tangentiel, chaque complexe bois périaxial-arc axial-bois médullaire est entièrement enveloppé de liber.

Le parenchyme radial sépare chacune de ces masses. Dans ce parenchyme, les cellules à membrane cellulósique sont presque toutes écrasées par les fibres à parois épaisses fort nombreuses. De plus, ce parenchyme renferme beaucoup de lacunes (2) de dimensions et d'orientation variables. L'ensemble de ces phénomènes fait que le développement de ce parenchyme paraît tout à fait anarchique.

Les divers faisceaux et le parenchyme restent constamment encerclés dans le même pérycycle sclérifié continu. Cet anneau pérycyclique est invaginé en deux points diamétralement opposés (fig. 45). Les feuilles étant opposées décussées, les deux génératrices qui portent les sillons tournent de 90° à chaque nœud. Le diamètre qui joint ces sillons est confondu, sur la coupe transversale, avec le diamètre suivant lequel le parenchyme radial est plus largement développé. La vascularisation correspondant à chaque feuille se trouve de part et d'autre de ce diamètre, confondue avec chacun des complexes libéro-ligneux.

5° **Conclusion de cette étude.** — La comparaison de l'évolution de la structure de l'*Afromendonia iodioides* et de l'*Iodes liberica* permet de déceler les caractères propres aux « tiges à bois dispersé » :

(1) Sur la figure 45, trois des masses ligneuses se sont fragmentées et, dans celle de gauche, les deux fragments sont déjà bien écartés.

(2) Ces lacunes sont probablement dues à des déchirements au sein du tissu cellulósique, déchirements causés par les mouvements internes et externes des tiges.

1. Le bois est lobé dans la très jeune tige, il se brise au fond des lobes et la croissance du liber enfermé dans ces sillons se continue indéfiniment.

2. Le parenchyme tangentiel prend un très grand développement entre les arcs de l'anneau ligneux axial.

3. La moelle ne reste pas au contact de cet anneau axial dont elle est séparée par les faisceaux inverses.

4. La séparation des faisceaux, due au développement du parenchyme tangentiel, entraîne l'étirement du liber des sillons. Cet étirement provoque l'allongement et la division des cellules des rayons qui, se multipliant activement, constituent le parenchyme radial. Ce parenchyme occupe de grandes surfaces entre les faisceaux qui s'écartent de plus en plus.

5. Les faisceaux périaxiaux se brisent à plusieurs reprises. Leur cambium s'allonge continuellement et se replie sur les faces latérales du bois.

Le caractère principal des « tiges à bois dispersé » est donc le développement considérable du parenchyme et la dispersion des faisceaux conducteurs, sous forme de cordons libéro-ligneux qui ont subi de tels mouvements que leurs cellules n'obéissent plus aux lois de différenciation centripète et centrifuge.

VII. — Tiges à faisceaux périphériques.

PFEIFFER (p. 63) décrit le *zusammengesetzte Holzkörper*, ou *corpus lignosum compositum*, comme formé d'un anneau de bois central et d'un ou plusieurs anneaux périphériques, souvent groupés en anneau complet à l'intérieur d'un même péricycle sclérenchymateux ; à ce type de tiges nous donnons le nom de « tiges à faisceaux périphériques ».

Cette structure anormale a été étudiée chez les Sapindacées, dans les genres *Serjania* et *Paullinia*. Elle a d'abord été décrite par GAUDICHAUD, puis MULLER, NETTO, NAEGELI, RADLKOFER, SCHENCK. D'où proviennent les faisceaux périphériques ? Renferment-ils de la moelle et quelle est l'origine de cette moelle ? Telles sont les questions qui se posent à la vue d'une telle structure et qui ont été résolues par les auteurs cités. RADLKOFER a vu avec justesse la séparation des faisceaux périphériques dès l'origine de la tige et l'épaississement individuel de chacun de ces faisceaux.

Nous avons observé des tiges de *Paullinia pinnata* que nous décrivons pour citer toutes les structures de lianes rencontrées en Côte d'Ivoire, mais nous n'avons pas trouvé d'anomalies semblables dans d'autres genres.

1^o Plante type : *Paullinia pinnata* Linn. (Sapindacées). Généralités. Cette liane, dont le calibre ne dépasse pas 20 mm, a des tiges triangulaires fixées à leur support par des vrilles enroulées dans un plan. Chaque angle est souligné par un bourrelet bien visible extérieurement. En coupe transversale, ces trois angles sont occupés par un anneau libéro-ligneux constitué

normalement, ce qui donne l'impression d'une tige formée de quatre rameaux soudés : un central et trois périphériques disposés aux sommets d'un triangle équilatéral (fig. 54).

2° *Tiges jeunes. Évolution de la structure.* — Dès l'origine, la très jeune tige est cannelée. La section transversale d'une tige à 10 mm du bourgeon terminal a 2 mm dans sa plus grande largeur. Elle a des contours très irréguliers et cinq lobes sont particulièrement bien dessinés (fig. 55).

L'épiderme cellulosique est surmonté de poils. Le parenchyme cortical renferme de grosses cellules à mucilage. Le péricycle est formé de petites cellules aux parois épaisses, mais encore cellulosiques, il suit à distance constante les contours extérieurs de la tige.

Dans chacun des lobes, un groupe de vaisseaux du métaxylème est recouvert d'une calotte phloémienne (fig. 55). Dans trois de ces lobes, un autre massif de phloème s'est développé sur la face interne du xylème. Des cellules de parenchyme sont emprisonnées avec le xylème entre ces deux croissants de phloème. Les deux lobes sans phloème interne sont en relation directe avec l'anneau normal de faisceaux qui, lui aussi, est composé de petits massifs isolés de xylème recouverts de phloème. Les vaisseaux du protoxylème sont noyés dans un anneau de cellules de parenchyme analogues à celles rencontrées au centre des lobes. Ces cellules parenchymateuses sont beaucoup plus petites que celles de la moelle, aussi existe-t-il une frontière nette entre les deux. L'anneau de petites cellules est brisé en un point et les cellules de la moelle s'allongent jusqu'au massif cribro-vasculaire de l'un des lobes. Ce massif, qui se sépare ainsi de l'anneau normal, correspond à la vascularisation d'un pétiole.

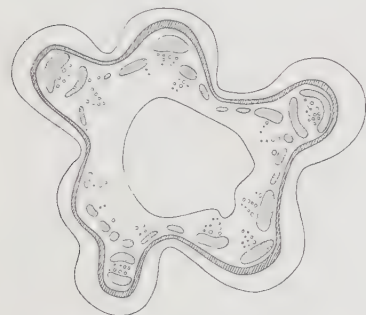


FIG. 55. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 2 mm de *Paullinia pinnata*.

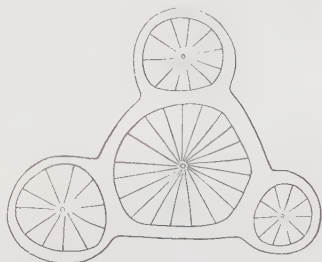


FIG. 54. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 20 mm de *Paullinia pinnata* (Sapindacées).

Dans la tige à peine plus âgée (tige de 4 mm, à 30 mm du sommet, fig. 56), les cellules du péricycle commencent à s'imprégner de lignine. Simultanément, la sclérification apparaît dans les cellules de parenchyme qui entourent les faisceaux cribro-vasculaires (1) : ce sont, dans les lobes, les cellules comprises entre les vaisseaux et l'arc phloémien interne ; dans l'anneau normal de faisceaux,

(1) Ces cellules atteintes par la sclérification sont les petites cellules de parenchyme qui entouraient la moelle dans la tige plus jeune.

les cellules sclérifiées entourent le métaxylème et forment un anneau continu autour de la moelle. A la pointe de tous les faisceaux, quelques cellules restées cellulósiques sont au contact des vaisseaux de protoxylème en voie de disparition.

Donc, des éléments conducteurs sont nettement isolés dans chacun des trois lobes principaux, et cela est particulièrement visible à partir de cet âge, grâce à la sclérification des cellules du parenchyme interfasciculaire qui réunit tous les autres faisceaux en un seul anneau.

Dans cet anneau sclérifié, les faisceaux sont groupés en cinq massifs correspondant aux lobes de la tige, ces massifs font d'ailleurs saillie sur le

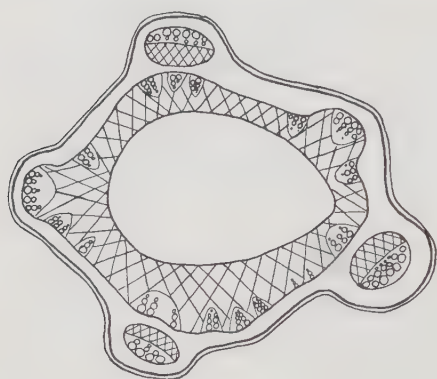


FIG. 56. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 4 mm de *Paullinia pinnata*. Les fibres péricycliques et le parenchyme interfasciculaire sont sclérifiés. Pour rendre le schéma plus clair, les flots libériens superposés aux massifs vasculaires ne sont pas représentés.

bord externe de l'anneau. Cet anneau sclérifié fasciculaire se couvre d'un cambium continu qui produit d'abord du liber ; la différenciation du bois se fait plus tardivement, les vaisseaux sont régulièrement répartis dans tout l'anneau.

Une zone cambiale circulaire apparaît aussi dans chacun des trois lobes et entoure complètement les cellules aux parois épaisses : le faisceau vasculaire et les cellules sclérifiées de sa face interne. Ce cambium donne naissance à du liber sur toute sa périphérie. Plus tard, du bois se superpose au faisceau primaire ; par la suite, il s'en superpose aussi au parenchyme sclérifié. La zone cambiale de chacun des lobes fonctionne ainsi normalement en produisant un

anneau continu de bois à différenciation centrifuge (1) recouvert d'un anneau continu de liber à différenciation centripète. Au centre de cet anneau ligneux, les cellules du parenchyme fasciculaire cellulósique et les cellules sclérifiées tiennent la place de la moelle, mais elles ne correspondent pas à une moelle véritable, car elles proviennent des cellules de sa périphérie.

La tige adulte est ainsi formée par l'apparente juxtaposition de quatre tiges normalement constituées par un cylindre libéro-ligneux entourant une moelle. Quoique séparés par du parenchyme, le cylindre central et les trois cylindres périphériques appartiennent bien à une même tige, car ils sont enserrés dans un péricycle unique.

3^e *Tige adulte. Étude du bois.* — Dans une tige de 20 mm sur sa face

(1) Ces différenciations sont évidemment « centripète » et « centrifuge » par rapport au centre propre de chacun des lobes. Ce centre est d'ailleurs marqué par les quelques cellules restées cellulósiques au contact du protoxylème.

la plus large, le diamètre du cylindre central est de 9 mm et les cylindres périphériques ont environ 4 mm.

Le liège a des cellules à parois minces. Le parenchyme cortical a une épaisseur régulière et faible sur toute la périphérie de la tige. Le péricycle est formé de plusieurs assises de cellules pierreuses mêlées à de longues fibres. Le liber des faisceaux périphériques est beaucoup moins épais que celui du faisceau central, mais ils ont la même constitution. Une large zone de tissu parenchymateux mêlé à de très nombreuses fibres isolées correspond au liber ancien. A son intérieur, l'anneau de liber plus récent ne renferme pas encore de fibres.

La structure du bois est aussi la même dans tous les faisceaux. Dans l'anneau central, la moelle cellulósique est entourée de nombreux pôles ligneux réunis entre eux par du parenchyme sclérifié. Chaque faisceau périphérique ne possède qu'un pôle ligneux accompagné de quelques cellules de parenchyme fasciculaire et de quelques cellules sclérifiées qui tiennent lieu de moelle.

Les vaisseaux, nombreux (22 par millimètre carré), sont isolés ou rarement accolés par deux ou trois en direction variable. Les pores, à membrane mince et contour arrondi, ont un calibre moyen ($170\ \mu$, de $95\ \mu$ à $235\ \mu$) ; leurs éléments, de longueur moyenne ($320\ \mu$), communiquent entre eux par une perforation unique perpendiculaire à l'axe. Les ponctuations aréolées entre vaisseaux sont alternes, en files obliques. D'autres vaisseaux, beaucoup plus étroits ($40\ \mu$), sont disposés entre les précédents en files ou groupes radiaux de deux à dix éléments. Leurs éléments aux extrémités effilées communiquent entre eux par des perforations simples très obliques.

Toutes les fibres sont courtes ($500\ \mu$). Les fibres trachéides à ponctuations aréolées à orifices croisés ont des parois d'épaisseur moyenne. Les fibres septées à ponctuations semblables ont des parois plus minces et sont beaucoup plus nombreuses. Elles sont remplies de grains d'amidon.

Le parenchyme est rare, disposé en couches périmedullaires unicellulaires. Ses cellules, garnies de cristaux d'oxalate, sont en files de trois à dix éléments. Les rayons, assez nombreux (10 par millimètre), sont du type « homogène I ». Des rayons larges ($115\ \mu$, environ 12 cellules), hauts de 1 mm, sont articulés. Les petits rayons, de $300\ \mu$ de hauteur, de une à trois cellules de largeur, sont, comme les gros, formés de cellules couchées. Tous les rayons renferment des macles d'oxalate.

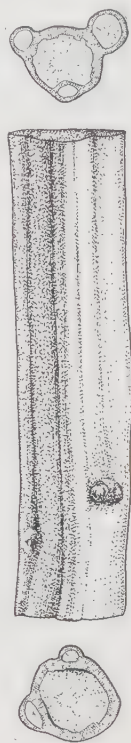
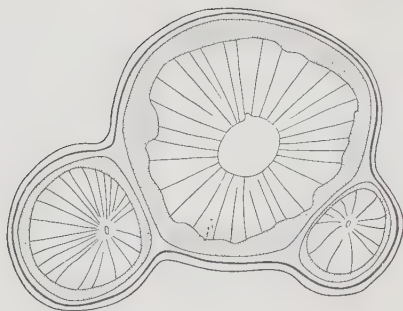
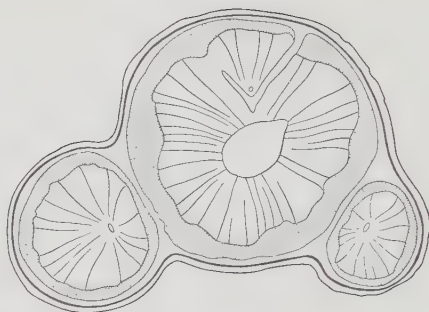


Fig. 57. — Segment de tige de *Paullinia pinna-ta*. La base possède deux îlots périphériques, la partie supérieure en a trois. Le lobe de droite est apparu au niveau du nœud. ($\times 1$.)

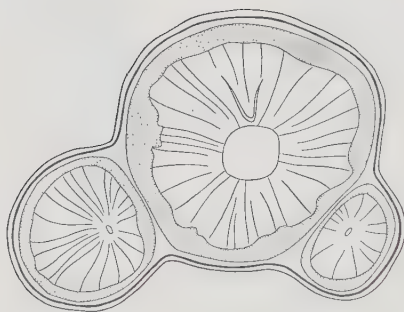
4^o *Étude spéciale de l'anomalie.* — L'observation d'un pied de *Paullinia pinnata* sur toute sa longueur (15 m) montre que, dès le septième



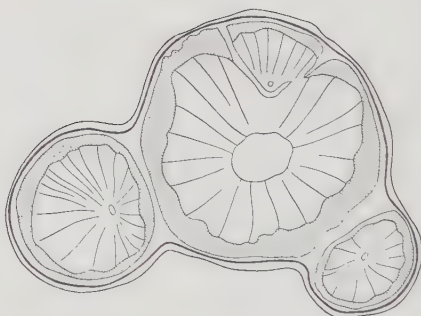
1



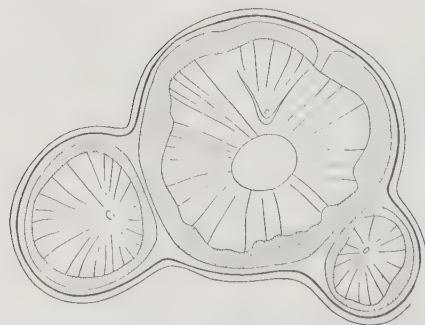
4



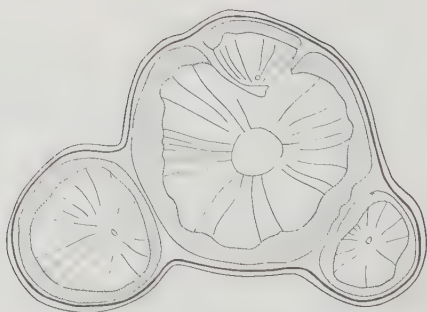
2



5



3



6



FIG. 58. — Schémas des coupes transversales faites au-dessus de la section supérieure du segment de tige représenté par la figure 57. Les niveaux 1 à 8 sont distants de 5,5 mm. Ils montrent les différentes étapes de la sortie d'un coin ligneux en direction basipète. ($\times 4$.)

1. Une encoche apparaît à la périphérie de la moelle de l'anneau principal de bois.

2. Du parenchyme de séparation commence à isoler le coin ligneux de l'anneau de bois. La périphérie de la moelle est redevenue régulière.

3. Le parenchyme de séparation atteint le cambium et le liber commence à se séparer.

4. Le coin ligneux fait saillie à l'extérieur de l'anneau de bois.

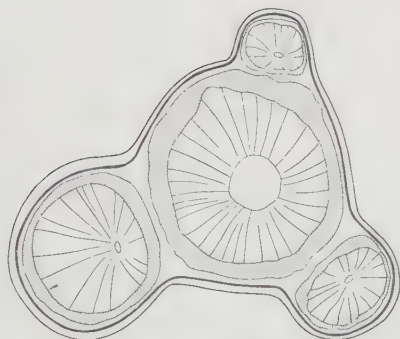
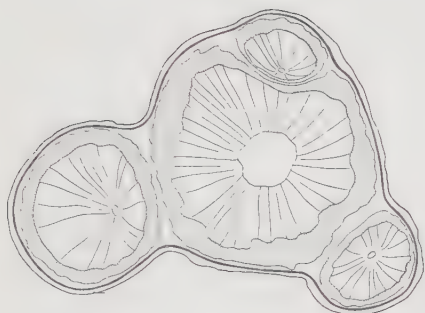
5. L'anneau de bois se referme derrière le coin ligneux.

6. Le liber superposé au coin ligneux est complètement séparé.

7. Séparation du coin ligneux complètement entouré de cambium. Du liber et du bois sont produits au fond de la cuvette par le cambium redevenu continu.

8. La moelle propre au coin ligneux, apparue dès le niveau 3, est recouverte d'une plus grande quantité de bois vers l'intérieur. Le liber de l'anneau principal redevient continu.

9. Coupe située 25 mm au-dessous de la précédente. Le nouveau coin sorti du bois forme le troisième lobe.



noeud (à 25 cm du sommet), les nombreuses cannelures de la jeune tige font place aux trois lobes seuls visibles dans la tige adulte. L'un ou l'autre de ces lobes peut disparaître sur une certaine distance généralement inférieure à un entre-noeud. La figure 57 représente un tel fragment de tige dont la base a perdu un faisceau périphérique et un autre faisceau

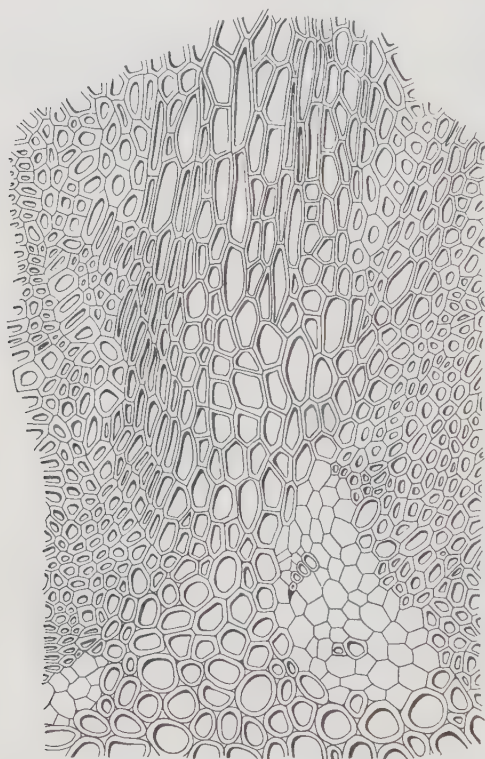


FIG. 59. — Fragment de coupe transversale de tige de *Paullinia pinnata*. Les cellules allongées de parenchyme sclérifié, qui proviennent de la périphérie de la moelle, remplissent le faille produite dans l'anneau ligneux par le départ du faisceau. Le parenchyme fasciculaire, cellulosique, entoure le protoxylème en voie de disparition. ($\times 250$.)

commence à disparaître au sommet (1). L'apparition et la disparition se font progressivement, mais il est impossible de dire si l'un des faisceaux périphériques sort de l'anneau de bois central tandis que l'autre y entre. Aucun tissu n'est d'ailleurs écrasé par ce déplacement des faisceaux, mais il y a toujours dilatation de cellules de part et d'autre de ce coin étranger à l'anneau de bois, ce qui permet d'admettre dans tous les cas une sortie du coin. Le coin ligneux sort donc du bois central en deux points souvent assez éloignés sur la longueur de la tige et, entre ces deux points, il reste constamment à l'extérieur, constituant ainsi un faisceau externe. Au cours de la croissance, ces faisceaux périphériques formant les lobes de la tige, seraient donc constamment séparés du complexe libéro-ligneux central sur de grandes longueurs et unis à lui en quelques points, ils occuperaient donc les mêmes positions dès l'origine de la tige.

Nous allons suivre la séparation d'un tel coin sur des coupes sériées (2) faites dans une tige adulte (3).

(1) Dans ce petit segment de tige de 7 cm de longueur, il apparaît donc un faisceau périphérique et il en disparaît un autre. De tels phénomènes ne se produisent pas dans tous les entre-nœuds, mais ce fragment a été particulièrement choisi pour montrer qu'apparition et disparition peuvent se faire dans le sens de la croissance de la tige pour deux faisceaux voisins.

(2) Ces coupes ont été faites en direction basipète, à la partie supérieure de la tige représentée par la figure 57. Sur elles, on observe les différentes étapes de la sortie du coin ligneux qui, sur cette figure 57, n'appartient déjà plus à l'anneau principal.

(3) Le début du phénomène vient d'être étudié dans la très jeune tige. Dès que les faisceaux périphériques sont bien isolés, ils ont des diamètres plus ou moins grands suivant la grosseur de la tige, mais le processus de séparation est toujours le même.

Dans cette tige, de 15 mm de diamètre, le massif libéro-ligneux central est normalement constitué autour de la moelle et seulement deux massifs périphériques sont développés près de lui (fig. 58).

Une invagination apparaît à la face interne de l'anneau ligneux axial (fig. 58-1) : l'un des groupes de vaisseaux du protoxylème-métaxylème sort du cercle formé par les autres et commence à s'enfoncer dans le bois (1). Ces vaisseaux entraînent avec eux le petit massif d'éléments cellulodiques du parenchyme fasciculaire et sont suivis par quelques cellules sclérifiées de la périphérie de la moelle. Ces dernières cellules s'allongent et garnissent, au fur et à mesure de sa formation, la faille due au départ du faisceau (fig. 59). Les rangées de cellules voisines de ce faisceau ont aussi tendance à se rapprocher et à réduire progressivement l'espace garni de cellules sclérifiées. Quelques coupes plus bas, la face interne de l'anneau ligneux est d'ailleurs complètement refermée par les éléments normaux du bois, et le départ du pôle vasculaire n'est plus visible à la lisière de la moelle.

Ce faisceau du protoxylème et tout le bois qui lui est superposé forment un triangle (un coin à tranchant orienté vers la moelle) qui se détache de l'anneau de bois dont il faisait partie et glisse vers l'extérieur. Cette séparation est marquée par l'étirement des cellules des rayons de part et d'autre du coin et par la délignification de cellules et leur accroissement sous forme d'un parenchyme de séparation (2) qui isole ce coin des vaisseaux et fibres avoisinantes (fig. 60 et 61). Cette ligne de séparation, formée par les cellules dilatées et le parenchyme, gagne progressivement à travers l'anneau de bois jusqu'à la périphérie, tandis que le massif de protoxylème aberrant s'enfonce de plus en plus dans le bois qui se referme derrière son passage.

La pointe de ce coin ligneux s'entoure de fibres prises au voisinage et isole, dès ce moment, la moelle propre à l'anneau périphérique. Sur la figure 58, au niveau 3, le parenchyme de séparation est déjà arrivé en un point au contact du cambium et, à cet endroit, un rayon s'est hypertrophié et a provoqué une faille dans le liber. A peine plus bas (niveau 4), le parenchyme est beaucoup plus développé et le coin fait nettement saillie à

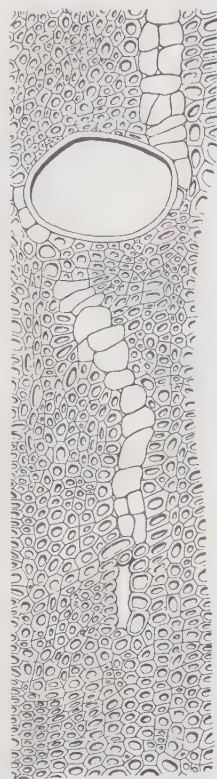


FIG. 60. — Fragment de coupe transversale d'une tige de *Paullinia pinnata*. Cellules délignifiées du parenchyme de séparation qui isole le coin ligneux de l'anneau axial. ($\times 120$.)

(1) Pour décrire de façon plus claire ce phénomène d'isolement du coin ligneux, nous employons des verbes de mouvement quoiqu'il n'y ait pas de déplacement réel puisque nous avons admis qu'à chaque niveau le faisceau primaire occupait une place différente par rapport aux autres pôles ligneux, places qui lui étaient attribuées dès son origine.

(2) Ce parenchyme est analogue au « parenchyme de dilatation » décrit dans les chapitres précédents, mais son développement est beaucoup plus limité.

l'extérieur de l'anneau ligneux. Simultanément, des cloisonnements se produisent au contact du bois dans le parenchyme de séparation et prolongent le cambium externe vers la pointe du coin et au fond de la cavité de l'anneau principal.

Au niveau 5, la séparation est encore plus marquée. Au niveau 6, le prolongement du cambium a déjà produit bois et liber dans la cuvette

et sur les bords du faisceau périphérique. Au niveau 7, la séparation est totale.

Aux niveaux inférieurs, le vide de l'anneau principal se comble progressivement et le faisceau périphérique prend une forme arrondie et devient un anneau libéro-ligneux à moelle excentrique comme les deux autres faisceaux périphériques. En même temps, une protubérance apparaît à l'extérieur de la tige et le troisième lobe se forme.

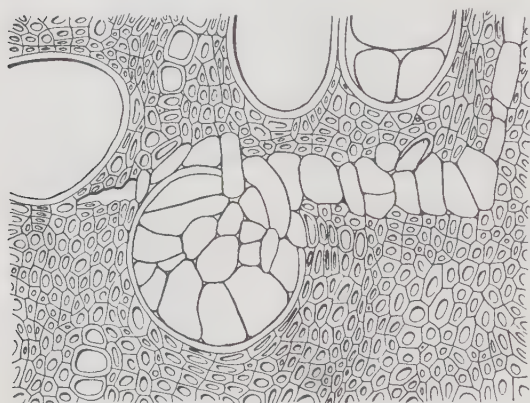


FIG. 61. — Même tissu que sur la figure 60. Le parenchyme a envahi la cavité des vaisseaux. ($\times 120$.)

5° *Résumé et conclusion de cette étude.* — Dès l'origine, la tige est cannelée, car les faisceaux primaires sont disposés suivant un anneau très irrégulier. Lorsque la tige vieillit, le tissu interfasciculaire se sclérifie et réunit presque tous les faisceaux en un anneau continu. Mais trois faisceaux, plus éloignés du centre que les autres, restent à l'écart et s'accroissent individuellement en trois anneaux libéro-ligneux périphériques enfermés dans les trois lobes de la tige. L'anneau libéro-ligneux central et les anneaux périphériques sont inclus dans un seul péri-cycle sclérifié continu.

Les faisceaux périphériques proviennent de l'anneau libéro-ligneux central dont ils se détachent sur de longues distances, mais ils peuvent, à tour de rôle, être confondus avec lui sur de petites longueurs.

Ces anneaux périphériques semblent être construits autour d'une moelle excentrée. En fait, ces deux massifs de tissu cellulosique et de tissu sclérifié enfermés dans l'anneau ligneux n'appartiennent pas réellement à la moelle, mais aux cellules plus petites servant de frontière entre la moelle et les massifs vasculaires primaires. Chacun des faisceaux périphériques comprend un pôle vasculaire, donc des vaisseaux du protoxylème et du métaxylème. Le cambium et le liber de ces faisceaux proviennent aussi du cambium et du liber normal. Le cambium s'est allongé progressivement jusqu'à entourer le faisceau.

A chaque nœud de cette liane à feuilles alternes, la vascularisation de la feuille et de son bourgeon axillaire pénètre dans deux des lobes. Le troisième faisceau périphérique suit son cours sans être touché.

Cette structure à faisceaux périphériques est donc la seule structure rencontrée jusqu'ici qui soit anormale dès l'origine de la tige. Mais s'agit-il réellement d'une structure anormale ?

Du point de vue anatomique, nous ne pouvons la considérer comme telle, car l'activité du cambium ne cesse à aucun moment en aucun point. Le cambium des faisceaux périphériques n'est pas un cambium surnuméraire : son segment externe provient du cambium normal et le reste de l'anneau cambial est produit par extension progressive du segment externe à toute la périphérie du coin.

Cependant nous avons jugé préférable de classer cette structure parmi les structures anormales des tiges de lianes, car l'aspect des tiges est tout à fait aberrant.

Comme dans les autres structures anormales étudiées, il y a augmentation de la surface cambiale et du volume du liber; la tige reste toutefois très mince, ce qui lui permet d'avoir une grande souplesse.

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

Nous avons décrit sept types principaux de structures anormales rencontrées parmi les lianes de la forêt dense humide de Côte-d'Ivoire.

Toutes les anomalies de structure sont dues à des modes de développement des faisceaux conducteurs libéro-ligneux différents du mode le plus répandu parmi les Dicotylédones ligneuses. Les sections des tiges du premier type sont voisines de celles de troncs considérés comme ayant une croissance entièrement normale. Les structures se compliquent de groupe en groupe, pour atteindre leur maximum de complication dans la dispersion en tous sens des faisceaux libéro-ligneux sur la surface de la coupe.

Les six premiers types ont plusieurs caractères communs :

1. Les jeunes tiges ont une croissance normale. L'anomalie peut même ne se manifester que dans des tiges à formations secondaires épaisses.

2. L'activité des segments cambiaux s'arrête en deux ou plusieurs points, ces derniers sont très nombreux dans le cas des tiges ponctuées.

3. Le cambium cesse d'abord de produire du bois. La différenciation du liber correspondant a parfois une activité accrue, mais, plus généralement, elle cesse aussi au bout d'un certain temps.

L'arrêt de l'activité du cambium est le seul phénomène à intervenir dans les deux premiers types. Dans les tiges ponctuées, il est suivi par la formation de segments complémentaires qui permettent au cambium de retrouver sa continuité. Dans les tiges à anneaux concentriques, des cercles cambiaux complets apparaissent successivement à l'extérieur du premier.

Les arcs cambiaux surnuméraires peuvent aussi naître à la périphérie de la moelle et y produire des faisceaux isolés. Ils existent généralement dans des tiges dont l'anneau ligneux se brise (tiges à bois déchiré, tiges à bois dispersé). Ce phénomène de fragmentation est d'ailleurs le plus important.

Dans ces derniers cas (types 5 et 6), des segments cambiaux apparaissent aussi dans des directions quelconques au sein du parenchyme interfasciculaire de formation récente.

Lorsque des segments cambiaux, ou des cambiums surnuméraires complets, apparaissent à l'extérieur de l'anneau ligneux, leur activité est toujours normale dans les espèces étudiées (1) : ils produisent du bois à différenciation centrifuge, du liber à différenciation centripète. Par contre, l'activité des cambiums pérимédullaires est inversée : le bois se produit vers l'extérieur, le liber vers le centre. Dans le cas de cambiums formés en tous sens entre les faisceaux, le bois se différencie toujours vis-à-vis du bois déjà existant. Malgré la diversité des apparences, il n'existe donc qu'une seule règle : le bois est produit par le cambium sur sa face la plus proche du bois déjà formé.

Les phénomènes principaux auxquels sont directement dues les anomalies sont donc les mêmes dans les six premiers types de structures, seules structures réellement anormales. Mais il se greffe des phénomènes secondaires qui peuvent prendre une très grande importance (par exemple la fragmentation du bois).

Le septième type de notre classification, caractérisé par des tiges à faisceaux périphériques, est complètement différent des six premiers. La structure est anormale dès l'origine de la tige et il n'y a jamais d'arrêt dans l'activité du cambium, mais, uniquement, un allongement progressif de ce cambium pour retrouver sa continuité dès qu'elle est rompue.

Dans un tronc à structure normale, le cambium s'allonge continuellement par suite de l'augmentation de diamètre de la plante. Chez les lianes, dont le calibre reste toujours faible, l'augmentation de la surface cambiale se fait par divers procédés : naissances successives de cambiums externes ou internes, étalement des faisceaux en éventail, formation de faisceaux libéro-ligneux périphériques. Cette augmentation de la surface cambiale est accompagnée d'un accroissement du liber récent, seul actif.

Ces anomalies sont toutes limitées au cylindre central, car, quelle que soit leur dispersion, les faisceaux sont toujours enfermés dans un péricycle continu, unique.

Les structures que nous venons de décrire avaient été reconnues par des auteurs anciens. Pour chaque type, nous avons étudié l'évolution des faisceaux depuis la très jeune tige jusqu'à la tige adulte, ce qui n'avait généralement pas été fait en détail.

Des stades de l'évolution des tiges sont communs à plusieurs anomalies (tiges sillonnées, tiges ponctuées, tiges à anneaux concentriques). Aussi est-il possible de se demander si chaque structure n'est pas une étape supplémentaire dans une même lignée évolutive. L'observation des anomalies dans de nombreuses espèces révèle les variations qui peuvent se présenter

(1) Dans d'autres cas, dont nous rencontrerons trois exemples dans la deuxième partie, il n'apparaît pas de cambium surnuméraire, mais le cercle cambial continu produit par endroits du liber sur sa face interne. Les îlots libériens de nombreux *Combretum*, en particulier, sont aussi produits par ce processus (SOLEREDER, SCHENCK).

par rapport au type étudié et permet de découvrir s'il existe une liaison entre ces anomalies. La seconde partie de ce travail consistera en une description de toutes les espèces anormales de lianes rencontrées en Côte-d'Ivoire. Elles seront classées par familles, ce qui permettra de découvrir si chaque anomalie est caractéristique d'une famille ou d'un groupe de familles, ou s'il n'y a aucun parallélisme possible entre la classification de structures anormales et la systématique. Nous discuterons de cette question dans la troisième partie.

DEUXIÈME PARTIE

RÉPARTITION DES STRUCTURES

La disposition du bois et du liber a des aspects variés dans les tiges adultes des lianes, l'étude de sept structures anormales nous l'a prouvé. Il convient maintenant de rechercher la répartition de ces anomalies parmi les lianes récoltées sous la forêt dense de Côte-d'Ivoire. Un tel inventaire constituera cette seconde partie.

Les familles parmi lesquelles nous avons rencontré des lianes ne présentent parfois aucun développement anormal des faisceaux conducteurs. Des structures anormales ont cependant été citées pour quelques espèces de certaines d'entre elles, tandis que, pour d'autres, aucune anomalie n'est connue. D'autre part, des familles renferment uniquement des espèces qui ne peuvent être considérées comme entièrement normales, quoique leur évolution ne permette pas de les classer parmi les tiges à anomalies véritables. Ces considérations feront l'objet d'un premier chapitre.

Un second chapitre sera consacré aux familles renfermant des anomalies dans les tiges. Les structures anormales, que nous y rencontrerons, se rattachent plus ou moins intimement aux structures prises comme type, décrites dans la première partie. Il existe donc une série de variations autour de chacun des types et des intermédiaires entre eux. Toutefois, il est possible de grouper les espèces par structures anormales, classification sans relation avec la Systématique, comme nous le verrons dans la troisième partie.

Les familles seront ordonnées suivant la classification d'ENGLER (1). Pour chacune d'entre elles, un bref historique de l'étude de ses anomalies sera suivi de l'énumération des espèces grimpantes à structure normale, puis de la description de chaque espèce anormale. Les genres seront classés par ordre alphabétique et, au sein de chaque genre, les espèces seront groupées suivant l'ordre de complication croissante de leurs anomalies, lorsque plusieurs anomalies existent dans le même genre.

(1) ENGLER, 1903. *Syllabus der Pflanzenfamilien*, 3^e édition.

CHAPITRE PREMIER

A. — FAMILLES DE LIANES DONT LES ESPÈCES ÉTUDIÉES SONT NORMALES

Des tiges de lianes ont un accroissement en épaisseur entièrement normal. Quelques-unes se rencontrent dans des familles, et même des genres, dans lesquels nous avons observé des anomalies, elles seront donc citées au chapitre II. Par contre, dans d'autres familles, qui comprennent aussi des espèces grimpantes, nous n'avons trouvé aucune anomalie, ou, même, il n'en a jamais été cité. Ces familles, ainsi que les espèces leur appartenant, étudiées par nous, sont énumérées dans le tableau général (1).

La plupart de ces espèces à structure normale sont des lianes fixées par des crochets ou des vrilles dont les tiges ne sont pas soumises à de fortes torsions. Toutefois, trois espèces (*Pycnanthus Dinklagei*, *Grewia africana*, et *Tetracera potatoria*) sont des plantes volubiles à gros tronc et nous avons trouvé, en particulier, un *Pycnanthus* à tige épaisse (100 mm) et très fortement tordue. Cette torsion produit, évidemment, un aplatissement de la tige suivant des génératrices successives et un décentrement de la moelle : le cambium libéro-ligneux a donc une activité ralentie par endroits, mais, outre cet aplatissement passager, la structure de la tige est normale.

PFEIFFER (1926) cite des structures anormales dans quatre familles de notre tableau : Caesalpiniacées, Euphorbiacées, Dilléniacées et Verbénacées. Certaines de ces structures, telles que la dispersion du bois des tiges de *Bauhinia* (Caesalpiniacées), sont, en effet, très connues. Par contre, il ne s'agit pas toujours d'anomalies de croissance chez des lianes : l'*Avicennia* (Verbénacées), dont les tissus conducteurs sont disposés en anneaux concentriques, est un arbre. PFEIFFER cite aussi la présence d'anneaux concentriques chez *Fragariopsis* et *Dalechampia* (Euphorbiacées) et chez *Doliocarpus* (Dilléniacées).

B. — FAMILLES PRÊTANT A DISCUSSION

Pipéracées.

1° *Historique.* — UNGER (1840) a distingué, dans la tige des *Piper*, deux systèmes de faisceaux disposés suivant deux cercles concentriques : les périphériques sont susceptibles d'engendrer des tissus secondaires

(1) Tableau situé à la fin de la deuxième partie (p. 180 et suiv.).

abondants, tandis que ceux du cercle interne ne peuvent s'accroître ultérieurement.

Plusieurs auteurs ont ensuite étudié l'ordre d'apparition de ces deux séries de faisceaux et leur rôle. ROUSSEAU (1928, p. 27) admet qu'il s'agit de faisceaux sympodiques et de faisceaux de traces foliaires et stipulaires : « les faisceaux sympodiques, se trouvant comme emprisonnés dans le cercle des faisceaux foliaires en activité, sont entravés dans leur accroissement faute de place ».

2° Observations personnelles. — *Piper guineense* Schum. et Thonn. est une liane sous-ligneuse, à racines adhésives, très commune dans les forêts de basse Côte-d'Ivoire.

La jeune tige (2 mm, fig. 62) est constituée par deux anneaux de petits faisceaux noyés dans du parenchyme primaire. Ce parenchyme est séparé en deux régions par une zone sclérifiée

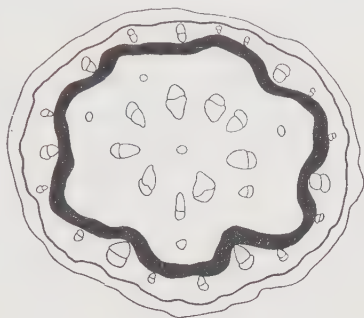


FIG. 62. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 2 mm de *Piper guineense* (Pipéracées).

de six à sept assises cellulaires. Les faisceaux de l'anneau interne sont à l'intérieur de cette zone sclérifiée, les autres sont au contact de sa face externe. Dans le parenchyme externe, il s'est différencié un anneau de cellules aux parois épaisses qui se lignifiera ensuite et formera un anneau fibreux cortical. Le péricycle est immédiatement au contact des faisceaux externes, mais n'est pas facile à distinguer à cette époque. A cet âge, tous les faisceaux s'accroissent, grâce à un arc cambial limité à la largeur de chaque faisceau.

La tige s'épaissit par accroissement des faisceaux centraux et augmentation de volume du parenchyme primaire qui les entoure. La longueur de l'an-

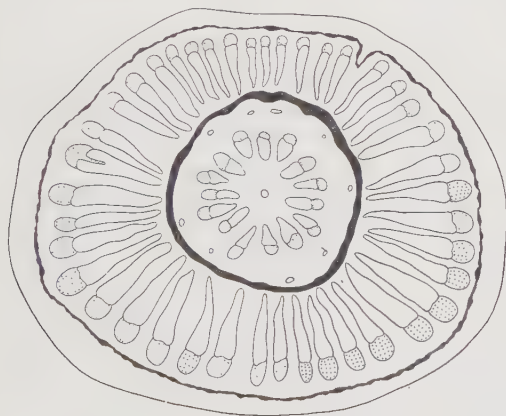


FIG. 63. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 12 mm x 15 mm de *Piper guineense* (Pipéracées).

neau sclérifié s'accroît progressivement et les faisceaux externes augmentent de volume et de nombre. L'arc cambial de chacun de ces faisceaux se prolonge au contact de l'anneau sclérifié, le cambium devient ainsi continu et produit du parenchyme cellulosique entre les faisceaux. Une calotte fibreuse apparaît à l'extérieur du liber de tous les faisceaux. Au cours de la croissance, les fibres qui coiffent les fais-

ceaux externes sont réunies les unes aux autres par la sclérification du péricycle.

Tandis que la croissance des faisceaux externes se poursuit indéfiniment par suite de l'activité de la zone cambiale continue, celle des faisceaux internes s'arrête très tôt. Ces faisceaux restent constamment séparés par du parenchyme primaire (tige de 12 mm $\times$ 15 mm, fig. 63).

3° **Considérations générales.** — Dans ces tiges de *Piper guineense*, comme dans de nombreuses autres espèces du même genre (1), les tissus conducteurs sont groupés, dès l'origine, en deux anneaux de faisceaux. Chacun de ces faisceaux possède son propre segment cambial, mais il n'apparaît qu'une zone cambiale circulaire et, dans la tige adulte, elle assure seule la croissance en épaisseur. Aussi cette structure des Pipéracées ne peut-elle être considérée comme une structure anormale véritable.

Composées.

1° **Historique.** — SOLEREDER (1896) a cité des faisceaux vasculaires, à orientations variées, dans l'écorce et la moelle de plusieurs genres. Il a aussi observé la division du bois en plaques étroites séparées par de larges rayons primaires chez *Mikania* et *Bidens*. Cette anomalie se complète, chez *Mikania*, par la présence de larges zones secondaires de xylème et de phloème d'origine péricyclique.

2° **Observations personnelles.** — Nous avons récolté une seule Composée *Mikania scandens* var. *laxa* A. Chev., liane décombrante sous-ligneuse. Ses tiges ne dépassent pas 25 mm à la base et nous n'y avons pas observé de faisceaux péricycliques. La seule anomalie constatée dans les tiges et les racines est la présence de rayons cellulotiques très larges. Ces rayons sont lignifiés au contact de la moelle. La zone cambiale est continue : entre les faisceaux elle donne naissance à du parenchyme secondaire qui reste cellulotique.

Ces tiges, dont la croissance en épaisseur se fait grâce à une zone cambiale continue à polarité normale, ne sont donc pas des tiges à structure anormale.

(1) Cette même structure existe aussi dans des plantes herbacées de genres voisins, *Heckeria umbellata*, par exemple.

CHAPITRE II

FAMILLES DE LIANES DE LA COTE-D'IVOIRE A STRUCTURES ANORMALES

1^o *Urticacées*.

I. — HISTORIQUE.

SOLEREDER a cité la présence d'îlots de parenchyme non lignifié à l'intérieur du bois de plusieurs *Urticacées* (*Laportea*, *Myriocarpa*, *Touchardia*, *Urera*, *Urtica dioica*). RECORD (1936) a reconnu ce même phénomène chez *Gyrotaenia*.

Nous avons étudié deux espèces d'*Urera* dont l'une n'a pu être déterminée, mais nous l'avons conservée, car elle nous intéressait par la forme de sa tige.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1^o *Urera obovata* Benth. — Une coupe transversale révèle effectivement un bois très riche en parenchyme cellulosique. Mais ce qui nous a particulièrement intéressée est l'aplatissement de la tige : les faisceaux libéro-ligneux se développent en deux massifs étalés en éventail, conférant à la tige une section en 8.

2^o *Urera* sp. — Dans cette autre espèce, le bois périaxial s'est développé en trois ailes (fig. 64), car l'activité cambiale a cessé complètement suivant deux arcs et a produit du parenchyme resté à l'état cellulosique suivant un troisième.

La zone cambiale s'est même rompue et il n'existe pas de liber le long des flancs radiaux des ailes du bois.

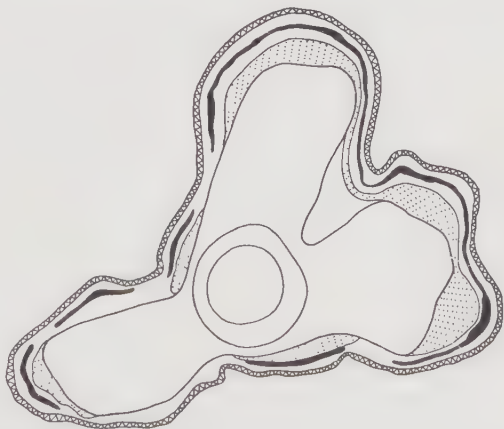


FIG. 64. — Schéma de la coupe transversale d'une tige d'*Urera* sp. (*Urticacées*). ($\times 5$.)

La structure de ces tiges d'Urticacées se rattache donc à notre premier type, auquel s'ajoute la grande richesse du bois en parenchyme cellulosique.

2° *Aristolochiacées*

I. — HISTORIQUE.

SCHENCK (1893, p. 154) a décrit les tiges d'*Aristolochia triangularis* dont les huit faisceaux vasculaires s'accroissent chacun par un cambium partiel et restent constamment séparés par des rayons médullaires primaires très larges. Ces faisceaux sont, à leur tour, divisés par dichotomie par des rayons secondaires. Puis il y a séparation complète des massifs de faisceaux qui s'entourent de parenchyme (Pl. VIII, fig. 103 et 104). Mais SCHENCK ne considère pas cela comme une structure anormale.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nous n'avons pas observé cette pénétration de parenchyme entre les faisceaux des deux espèces *Pararistolochia Mannii* et *Pararistolochia flos-avis* (1). Toutefois, nous classons ces deux *Aristolochiacées* parmi les structures anormales à cause de l'aplatissement de la tige.

1° *Pararistolochia Mannii* (Hook. f.) Keay. — La jeune tige a une section circulaire et, au cours du vieillissement, la section s'ovalise progressivement. La zone cambiale donne naissance à des faisceaux libéro-ligneux séparés par du parenchyme. Ce cambium fonctionne très lentement suivant deux arcs opposés, les faisceaux produits sont peu allongés et cessent même complètement de s'accroître au bout d'un certain temps, la tige est alors non seulement aplatie, mais creusée de deux sillons.

2° *Pararistolochia flos-avis*. — La structure de la tige est identique à celle de l'espèce précédente.

3° *Ménispermacées*.

I. — HISTORIQUE.

En 1839, DECAISNE a découvert l'apparition de zones successives de croissance dans l'écorce primaire d'une *Ménispermacée*. NAEGELI et RADLKOFER ont décrit cette structure. En 1926, PFEIFFER cite comme seul genre anormal grimpant, parmi ceux que nous avons rencontrés, le genre *Cissampelos*.

(1) Cependant, cette fragmentation peut se produire s'il existe des tiges plus épaisses que celles récoltées (20 mm).

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les tiges et les racines des Ménispermacées sont constituées par des faisceaux isolés, séparés par du tissu conjonctif sclérifié ou non.

Parmi les lianes, certaines n'ont qu'un anneau de faisceaux, ce que nous ne considérons pas comme une structure anormale, quoique la section transversale de la tige ait l'aspect de celle d'une Monocotylédone. C'est le cas, par exemple, de *Stephania Dinklagei*, *Rhigiocarya peltata*, *Rhigiocarya racemifera*, plantes chez lesquelles le parenchyme interfasciculaire reste cellulósique. Dans les tiges de 8 mm de *Rhigiocarya racemifera*, les faisceaux sont divisés par dichotomie à la périphérie, les deux parties sont séparées par de nouvelles plaques de parenchyme.

Les troncs d'autres lianes, et, en particulier, *Tiliacora macrophylla* Diels et *Triclisia patens* Oliver, que nous avons étudiés, sont formés d'anneaux successifs de faisceaux isolés. Ces deux lianes ont un port et un développement très semblables, aussi n'étudierons-nous que l'une d'entre elles, *Tiliacora macrophylla*, par exemple.

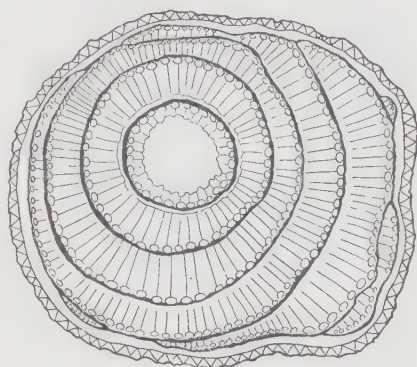


FIG. 65. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 11 mm de *Tiliacora macrophylla* (Ménispermacées). Chaque faisceau vasculaire est représenté par une ligne radiale.

1° *Tiliacora macrophylla* Diels.

Structure des tiges (fig. 65). — Dans la jeune tige, les éléments conducteurs sont groupés en faisceaux collatéraux, séparés les uns des autres par de larges bandes de parenchyme sclérifié. Chaque massif libérien est recouvert de quelques assises de parenchyme, elles-mêmes coiffées d'un arc fibreux d'origine péricyclique. Ces fibres sont entourées par une couche de cellules à parois cellulósiques dont certaines se coupent de cloisons périclines. Quelques cellules sclérifiées sont dispersées dans le parenchyme cortical et quelques fibres étroites dans la couche sous-épidermique.

Lorsque la tige vieillit, les cellules extérieures au péricycle se cloisonnent activement et des cellules pierreuses se différencient dans les couches externes du parenchyme ainsi formé. A l'intérieur de ce nouvel anneau scléreux, il apparaît un cambium qui donne naissance à des faisceaux libéro-ligneux et au parenchyme secondaire qui les sépare. Ce parenchyme interfasciculaire est cellulósique tant que les faisceaux sont peu développés, il se sclérifie ensuite. Les assises de cellules, nées du cloisonnement du parenchyme extra-péricyclique, et qui se trouvent à l'intérieur du nouveau cambium, restent constamment cellulósiques et séparent la pointe des

nouveaux faisceaux des fibres péricycliques. Le liège et le phelloderme commencent à se différencier.

Plus tard, le même phénomène se reproduit à l'extérieur du deuxième cercle de faisceaux conducteurs, les cellules pierreuses qui l'entourent jouent alors le rôle de péricycle. La tige s'épaissit ainsi par couches successives de faisceaux collatéraux isolés les uns des autres par des bandes radiales de tissu conjonctif sclérifié. Chaque anneau est séparé du précédent par quelques cellules à parois cellulósiques et, du suivant, par un anneau de cellules pierreuses. Il se forme donc des cercles libéro-ligneux successifs semblables

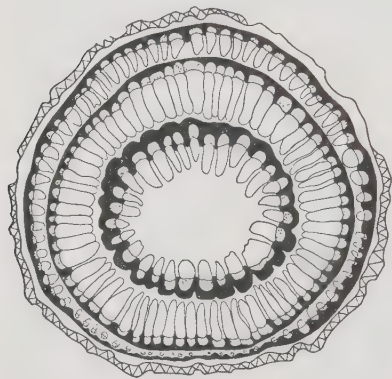


FIG. 66. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 10 mm de *Triclisia patens* (Ménispermacées).

les uns aux autres. Seul, le premier anneau diffère un peu par la présence de vaisseaux primaires (annelés, spirales et rayés) et par les fibres péri-cycliques qui, dans les anneaux suivants, sont remplacées par des cellules pierreuses.

Fréquemment, le bois et le liber ne se développent pas avec la même intensité suivant les divers rayons de la tige (fig. 65), dont la section devient ainsi rectangulaire.

2° *Triclisia patens* Oliver (fig. 66).

— L'évolution des tiges se fait exactement de la même manière que chez *Tiliacora macrophylla*, l'aspect de la section est le même, avec des anneaux successifs de bois et de liber.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les sections de tiges de Ménispermacées à anneaux concentriques de faisceaux ont de grandes ressemblances avec d'autres tiges appartenant au type 4. Aussi semblerait-il normal de classer la structure ménispermacéenne dans le type 4. Mais, si l'aspect est le même, la formation diffère par un point essentiel : les cambiums successifs n'apparaissent pas à l'intérieur du péricycle, c'est-à-dire dans le cylindre central, mais immédiatement à l'extérieur de celui-ci, donc dans l'écorce. Dans toutes les anomalies étudiées au début de ce travail, les faisceaux conducteurs restaient toujours intérieurs au péricycle, quelle que soit leur dispersion. Ici, ils se forment à l'extérieur, mais des cellules pierreuses limitent chaque nouvel anneau, avant même la différenciation des faisceaux, jouant ainsi le rôle d'un péricycle. À première vue, les anneaux libéro-ligneux successifs ne paraissent donc pas extérieurs au cylindre central.

4^o *Connaracées*.

I. — HISTORIQUE.

SCHENCK (1893), SOLEREDER (1899), ne connaissent aucune anomalie de structure chez les Connaracées. En 1926, PFEIFFER n'en cite pas non plus. METCALFE (1951) signale le *corpus lignosum circumvallatum* chez *Rourea pulchella* Planch. : dans cette espèce, les couches successives de xylème et phloème sont séparées par de larges bandes de tissu conjonctif contenant de nombreuses couches de cellules pierreuses.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nous avons trouvé ces anneaux concentriques, souvent incomplets, dans plusieurs genres que nous étudions, mais nous avons aussi rencontré des Connaracées grimpantes à structure normale.

1^o *Lianes à structure normale*.

Agelaea obliqua Baill., liane à gros tronc.

Manotes longiflora Bak., liane sarmenteuse.

2^o *Spiropetalum heterophyllum* Gilg. —

Cette grosse liane à rameaux préhensiles a des tiges cylindriques. Leur section révèle des anneaux concentriques alternativement beige clair et brun foncé ; les plus clairs, épais d'environ 4 à 5 mm, sont du bois ; les anneaux bruns, de 1,5 mm, sont du liber. Dans la tige de 40 mm de section, il y a ainsi cinq complexes libéro-ligneux dont le plus récent n'est pas encore complètement développé (fig. 67). Dans chacun de ces anneaux le bois est continu, il ne s'agit donc pas d'anneaux de faisceaux isolés, comme dans la famille précédente, mais d'anneaux de bois semblables à ceux du type 4.

La jeune tige est formée d'un cylindre ligneux central de bois dense, de 3 mm de diamètre, entouré de bois périaxial à pores beaucoup plus gros. Lorsque la tige atteint 9 mm environ, l'activité du cambium libéro-ligneux décroît progressivement sur toute sa longueur et un cercle cambial continu apparaît à la périphérie du liber et donne naissance à du bois à différenciation centrifuge, du liber à différenciation centripète. Le même phénomène se reproduit à l'extérieur de ce nouvel anneau libéro-ligneux lorsqu'il a atteint une épaisseur de 5 à 6 mm. La tige est donc formée d'anneaux concentriques dus à l'activité de cambiums successifs. L'activité du cambium d'ordre n se poursuit peu de temps après l'apparition du cambium

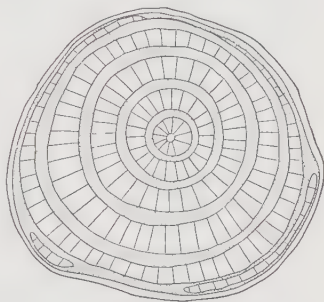


FIG. 67. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 40 mm de *Spiropetalum heterophyllum* (Connaracées).

$n + 1$, mais tous les cambiums n , $n + 1$, $n + 2$... gardent leurs cellules aplaties caractéristiques durant toute la vie de la plante.

Il y a une différence entre cette structure et celle de *Salacia cornifolia* choisi pour l'étude du type 4 : chez ce *Salacia*, l'activité du cambium cesse en certains points, provoquant d'abord la formation de sillons peu profonds, ce qui donne un aspect festonné aux anneaux libériens ; chez *Spiropetalum*, tous les points du cambium réagissent au même moment et les anneaux libéro-ligneux sont parfaitement réguliers et circulaires (fig. 67).

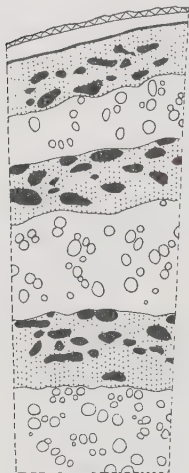


FIG. 68. — Schéma d'un fragment de coupe transversale de tige de *Spiropetalum heterophyllum* montrant la succession des anneaux libéro-ligneux. ($\times 5$.)

Les cambiums successifs apparaissent dans du parenchyme secondaire, à l'intérieur du péricycle. Pour s'en rendre compte, il est bon d'observer tous les tissus d'une tige (de 40 mm, par ex.), depuis l'extérieur jusqu'au dernier anneau ligneux complètement formé (fig. 68).

Les cellules de suber ont des parois minces, il y en a environ six à huit assises et quelques assises de phelloderme. Le parenchyme cortical primaire, formé de petites cellules, est épais de 270μ . Il est limité par un anneau continu de cellules sclérifiées aux parois moyennement épaisses. A l'intérieur de cet anneau existe une nouvelle zone de parenchyme aux cellules identiques à celles du parenchyme cortical. Ce dernier parenchyme et les cellules sclérifiées constituent le péricycle. Immédiatement à son contact se sont développées quelques assises de parenchyme secondaire, produites par le premier cambium libérien, au début de son activité. Ce parenchyme et les nombreuses assises de liber qui lui font suite renferment des massifs tangentiels épais de trois à quatre assises de cellules sclérifiées à lumière étroite. Dans cette tige, un nouvel anneau ligneux commence à se former à la face interne de l'un de ces massifs sclérifiés. Les premières

cellules qui apparaissent sont des cellules pierreuses, puis le bois se constitue normalement de fibres septées aux parois peu épaisses, de vaisseaux entourés de quelques cellules de parenchyme et de rayons assez nombreux (12 par millimètre). Ce bois est séparé de l'anneau libérien précédemment formé par deux ou trois assises de parenchyme. Les tubes criblés sont très nombreux, ils communiquent entre eux par des cribles composés très obliques. Les rayons sont du type « homogène I », larges de une à trois cellules carrées.

Nous avons vu plus haut que les bandes tangentiels de cellules sclérifiées existaient uniquement dans les tissus secondaires, or, le nouvel anneau libéro-ligneux apparaît à l'intérieur de plusieurs de ces massifs parmi les plus externes, il se forme donc bien dans un tissu secondaire du cylindre central.

3° *Spiropetalum Reynoldsii*. — Une autre liane appartenant au genre *Spiropetalum* a un tronc sillonné irrégulièrement. Les zones alterna-

tivement claires et sombres, visibles sur la coupe transversale (fig. 69), sont beaucoup moins régulières que celles de l'espèce précédente.

L'anneau de bois dense central a 5 mm de diamètre, il est entouré de bois périaxial épais de 5 mm, lui-même recouvert de liber. Lorsque ce complexe libéro-ligneux a cessé de s'accroître, il avait donc un diamètre de 16 mm et la tige aux environs de 17 mm. Ces formations normales ne sont pas entourées d'un anneau complet de bois, mais d'arcs plus ou moins longs séparés par des bandes radiales étroites de parenchyme. En effet, il n'apparaît pas un cambium circulaire, mais seulement des fragments cambiaux qui donnent naissance à des massifs libéro-ligneux étalés en éventail.

Comme précédemment, ce cambium est situé à l'intérieur du péricycle, à la périphérie du liber. Mais l'aspect des tissus externes de la tige est un peu différent de ce qu'il était dans l'espèce précédente. Au-dessous des huit à dix assises de suber, le phelloderme et le parenchyme cortical sont sclérifiés. Une seule assise demeure cellulosique au contact de l'anneau péricyclique continu, sclérifié, épais de deux cellules. A l'intérieur de cet anneau, le parenchyme est écrasé entre des masses radiales de sclérocytes qui s'allongent jusqu'au liber. La disposition des cellules libériennes est ici beaucoup moins régulière que chez *Spiropetalum heterophyllum* : les tubes criblés sont séparés par de nombreux petits massifs de cellules écrasées, dispersés en tous sens. Les bandes tangentiellelles de cellules sclérifiées qui stratifient le liber sont plus longues et plus régulières que dans l'espèce précédente et sont formées par une ou deux assises de cellules (1). Les arcs cambiaux successifs naissent dans les assises externes de ce liber entre des bandes tangentiellelles de cellules sclérifiées. Ces fragments de cambium produisent du bois et du liber. Ils s'allongent progressivement et le bois s'étale en éventail, aussi les divers massifs ne sont-ils séparés que par des cellules de parenchyme qui s'allongent radialement à l'extérieur du liber et s'écrasent facilement entre les masses ligneuses. Le bois a sensiblement la même structure dans ces deux espèces.

Les arcs libéro-ligneux successifs peuvent se former plus rapidement suivant certains rayons (fig. 69), ce qui provoque l'aspect lobé irrégulièrement de l'extérieur de la tige.

En résumé, dans cette espèce de *Spiropetalum*, l'anomalie de structure est la même que dans l'espèce précédente, l'aspect définitif est seul différent, car les cambiums successifs sont fragmentaires au lieu d'être continus.

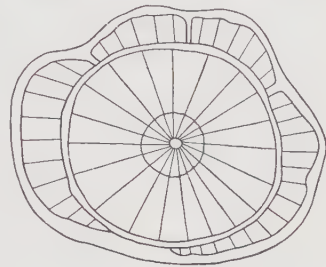


FIG. 69. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 17 mm de *Spiropetalum Reynoldsii*.

(1) Chez *Spiropetalum heterophyllum*, ces bandes tangentiellelles sont épaisses de trois à quatre cellules.

4° *Agelaea trifolia* Gilg. — Cette liane à gros tronc s'accroît en épaisseur par des anneaux libéro-ligneux concentriques, réguliers, semblables à ceux de *Spiropetalum heterophyllum*.

5° *Agelaea* sp. — Sur la section transversale d'une tige de 60 mm, les divers anneaux libéro-ligneux sont découpés en arcs irréguliers par des plaques radiales parenchymateuses. Comme dans le *Spiropetalum Reynoldsii*, les cambiums successifs apparaissent par segments et donnent naissance à des faisceaux libéro-ligneux très proches les uns des autres. Ces faisceaux restent séparés par des bandes radiales de tissu cellulosique qui établissent une continuité entre les zones libériennes des deux anneaux successifs.

6° *Santaloides splendidum* (Gilg) Engl. — Cette grosse liane à tige aplatie, tordue sur elle-même, a des troncs dont la section peut atteindre 300 mm. La structure est voisine de celle observée chez les autres Connaracées, les premières formations libéro-ligneuses sont normales, mais, à un certain moment, leur cambium perd son activité et des fragments cambiaux apparaissent à la périphérie. Ces nouveaux arcs cambiaux sont généralement disposés aux deux extrémités d'un diamètre et produisent des calottes libéro-ligneuses qui se superposent.

7° *Connarus africanus* Lam. — Cette liane volubile à gros tronc a un développement anatomique semblable à celui des genres cités précédemment, mais le phénomène d'aplatissement de la tige atteint, chez elle, son degré le plus élevé.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les espèces grimpantes de Connaracées comptent des lianes puissantes à rameaux préhensiles et dont le tronc s'enroule plus ou moins autour de son support. Elles ont généralement une structure anatomique anormale.

L'anomalie est la même dans les différents genres et a déjà été signalée par un prédécesseur, dans le genre *Rourea*. Cette structure à anneaux concentriques peut être classée dans notre quatrième type et présente des variations d'une espèce à l'autre. Les cambiums successifs sont soit parfaitement circulaires, et les anneaux libéro-ligneux sont très réguliers, ou bien il n'apparaît que des segments cambiaux qui donnent naissance à des anneaux de massifs libéro-ligneux plus ou moins étalés. Ces massifs peuvent ne pas se produire sur toute la périphérie, mais seulement aux extrémités d'un même diamètre et la tige s'aplatit. La différenciation des massifs libéro-ligneux peut n'avoir lieu que du côté opposé à l'arbre support, même lorsque la liane n'est pas en contact avec lui en cet endroit (1), et la moelle est fortement excentrée.

(1) Le développement du bois d'un seul côté est en relation, dans ce cas, avec la quantité de lumière que reçoivent les différentes génératrices de la tige.

Dans cette structure anormale, les cambiums successifs naissent toujours à l'intérieur du péricycle, dans les assises externes du liber.

Dans la famille des Connaracées, il y a donc homogénéité dans la structure anormale des lianes. Dans les deux espèces qui paraissent normales, la croissance atypique peut très bien se manifester dans des tiges plus âgées que celles observées.

5° Mimosacées.

I. — HISTORIQUE.

Les tiges cannelées des Mimosacées lianescentes sont connues de longue date. En 1863, NETTO a décrit un *Acacia* sarmenteux à quatre lobes. Un autre type de structure anormale est cité par METCALFE dans un genre que nous n'avons pas eu l'occasion de rencontrer, le genre *Entada* (1), dans lequel des cordons de tubes criblés sont enfouis dans du parenchyme à l'intérieur du xylème.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les deux Mimosacées grimpantes que nous avons observées sont des arbustes étayés appartenant au genre *Acacia*. L'une des espèces, *Acacia ataxacantha* D.C., a des troncs cylindriques à structure normale ; l'autre, *Acacia pennata*, a des troncs à cinq lobes.

***Acacia pennata*.** — La tige de cet arbuste grimpant atteint 50 mm de section, elle est sillonnée de cinq dépressions longitudinales très profondes.

La section de la jeune tige est à peu près circulaire. Autour de la moelle se forme un bois dense à très petits pores qui atteint le diamètre de 5,5 mm. Les pores apparus ensuite sont beaucoup plus gros et groupés en cinq massifs (fig. 70). La production du bois et du liber se fait normalement dans ces zones riches en vaisseaux. elle est beaucoup plus lente entre ces massifs et, bientôt, l'activité cambiale cesse même complètement en ces cinq points. Il se développe donc cinq ailes de bois recou-

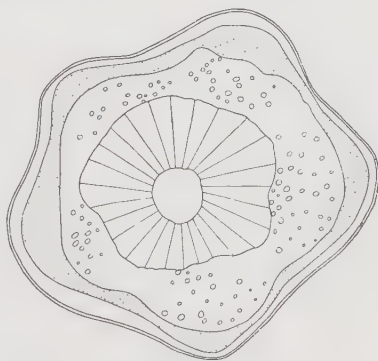


FIG. 70. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 10 mm d'*Acacia pennata* (Mimosacées). Autour de l'anneau de bois axial (hachures droites), les vaisseaux du bois périaxial sont groupés en cinq massifs.

(1) Le genre *Entada* est une essence de Savane, comme la plupart des espèces d'*Acacia*.

vertes de liber. La croissance atteint son maximum suivant le rayon médian de chacune des masses vascularisées ; elle diminue régulièrement

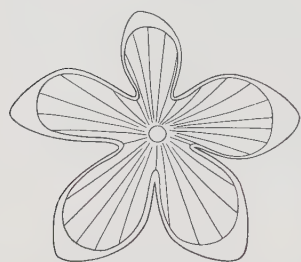


FIG. 71. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 30 mm d'*Acacia pennata* (Mimosacées).

de part et d'autre de ces rayons, jusqu'aux cinq points d'arrêt total du cambium, aussi les lobes deviennent-ils de plus en plus proéminents. Le cambium de chacun des lobes s'allonge constamment en direction tangentielle, provoquant un étalement du bois. Ce phénomène est compensé par l'arrêt de l'activité des cellules cambiales qui gagne de proche en proche à partir des cinq points anormaux. La tige âgée est ainsi lobée très profondément (fig. 71).

Cette structure se rattache directement à notre type I B.

6° Papilionacées

I. — HISTORIQUE.

Deux types de structures anormales sont connus chez les Papilionacées. Le plus commun est l'apparition d'anneaux de croissance successifs dans l'écorce primaire, le péricycle ou, plus rarement, le phloème. L'anomalie la plus rare consiste en développement de phloème interligneux.

En 1891, VAN TIEGHEM a décrit la formation d'arcs libéro-ligneux tertiaires dans le parenchyme libérien de la Glycine (*Wistaria sinensis*). En 1893, SCHENCK choisit le *Mucuna* comme type d'une structure anormale dans laquelle il y a différenciation de tubes criblés dans du parenchyme formé à la face interne du cambium. Il cite aussi, dans ce genre, l'apparition d'écailles de tissu secondaire autour du massif libéro-ligneux central.

En 1937, RUSSEL indique la présence d'ilots phloémiens dans les troncs de *Milletia Barteri*. Cette inclusion de phloème au sein du xylème est due à un arrêt momentané de la formation du xylème.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Parmi les quelques lianes Papilionacées que nous avons rencontrées, certaines sont herbacées (*Centrosema plumieri*) ou ligneuses grêles (*Mucuna pruriens*, *Dalbergia saxatilis*). Par contre, *Milletia* est une liane puissante.

1° **Liane à structure normale.** — La plus grosse tige de *Dalbergia saxatilis* Hook. que nous ayons coupée (10 mm) a une structure normale. Les autres espèces citées présentent chacune une ou plusieurs anomalies que nous allons étudier.

2° *Centrosema plumieri* Benth. — Cette plante herbacée volubile (1) a des tiges tordues qui peuvent atteindre le calibre de 5 à 6 mm. La section transversale révèle un massif ligneux aux contours lobés irrégulièrement et très profondément (fig. 72 et 73).

Au cours du développement de la plante, il se produit quelques assises secondaires au-dessus des faisceaux

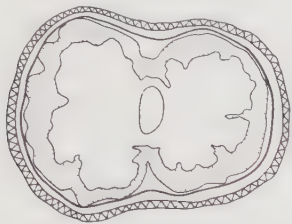


FIG. 72. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 4 mm de *Centrosema plumieri* (Papilionacées). Le bois est divisé en deux lobes.

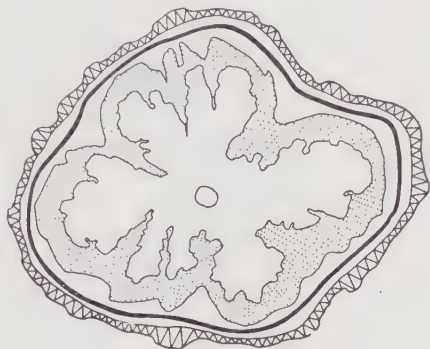


FIG. 73. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 5 mm de *Centrosema plumieri*. Le massif ligneux est déchiqueté.

primaires, formant ainsi un anneau ligneux secondaire, continu, absolument normal. L'épaisseur de cet anneau ne dépasse généralement pas cinq à six assises, puis il est recouvert par le bois à gros vaisseaux. Dès son

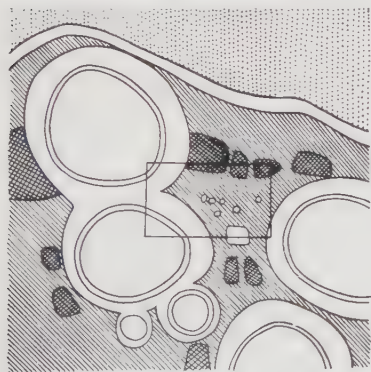


FIG. 74. — Schéma d'un fragment de coupe transversale de tige de *Mucuna pruriens* (Papilionacées). Le bois est extrêmement riche en parenchyme. Tubes criblés et îlots de fibres dans le parenchyme. Quelques cellules lignifiées entourent les vaisseaux. ($\times 70$.)

apparition, ce bois périaxial se développe de façon très irrégulière suivant le type 2. Des segments de cambium cessent de produire du bois en des points dispersés et à des niveaux variés, d'où l'aspect déchiqueté de la masse ligneuse. La formation du liber est plus régulière que celle du bois ; toutefois, ses contours sont lobés. Extérieurement, la tige est à peine déprimée suivant deux ou quatre génératrices correspondant aux sillons les plus profonds du bois. En effet, le parenchyme secondaire, qui provient du liber et s'étale jusqu'au péricycle, compense les autres irrégularités de la croissance.

3° *Mucuna pruriens* D. C. — Les tiges de cette liane volubile peuvent dépasser 15 mm de section, mais leur grande richesse en parenchyme les rend très flexibles.

Autour de la moelle cellulosique, les massifs de métaxylème sont réunis par des fibres secondaires. Dès que les premiers vaisseaux du bois périaxial

(1) Quoique cette liane soit herbacée, nous l'avons cependant étudiée, car elle représente un type de structure non décrit chez les Papilionacées.

ont apparu, la plus grande partie des tissus formés par le cambium est restée cellulosique. Seuls, les vaisseaux, et deux ou trois couches de cellules de protection, sont lignifiées. Des massifs de fibres aux parois très épaisses, mais peu lignifiées, sont noyés dans ce parenchyme cellulosique très abon-

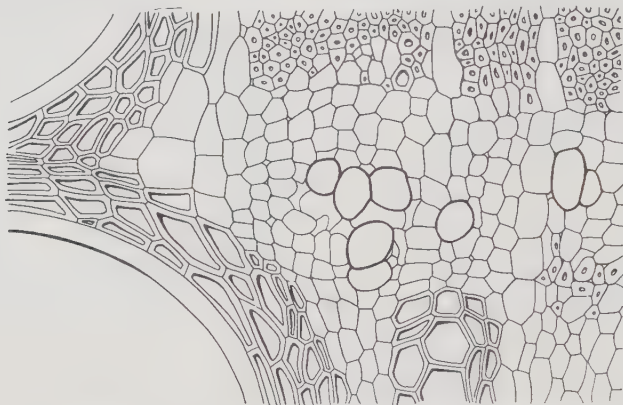


FIG. 75. — Détail de la partie encadrée par un rectangle dans la figure 74. Gros tubes criblés aux parois plus épaisses que celles des cellules du parenchyme dans lequel ils sont nés. ($\times 200$.)

dant. Au sein de ce parenchyme, il se différencie de petits groupes de un à huit tubes criblés (fig. 74 et 75). Ce tissu criblé secondaire est totalement anormal puisqu'il apparaît dans du parenchyme à différenciation centrifuge.

Tous les tissus secondaires sont traversés par des rayons larges cellu-

losiques. Ces rayons s'hypertrophient dans les régions externes du liber normal et le découpent en « flammes » (fig. 76). A la pointe de ces flammes, des cellules de rayons se cloisonnent formant ainsi des segments cambiaux qui produisent des massifs libéro-ligneux isolés. Le bois de ces faisceaux est aussi riche en parenchyme que tout le bois du cylindre normal. Mais il ne s'est pas différencié de tubes criblés dans le parenchyme de ces massifs encore très peu développés dans la tige de 15 mm.

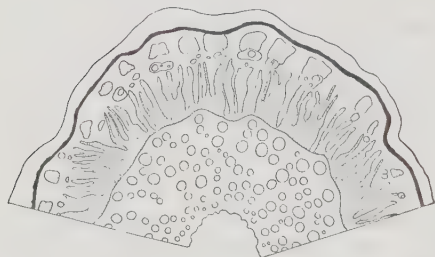


FIG. 76. — Schéma d'un fragment de coupe transversale de tige de *Mucuna pruriens*. Des petits massifs libéro-ligneux sont placés sous le péricycle. ($\times 4$.)

Le péricycle est un anneau sclérifié continu, extérieur à tous les faisceaux.

4° *Milletia hirsuta* Dunn. — Les troncs de cette grosse liane ont une section en 8 (fig. 77). Par ce caractère, leur structure appartient au premier type. Dans cette espèce, l'activité du cambium ne cesse complètement en

aucun point, mais elle décroît très fortement au fond d'un sillon, un peu moins le long de l'autre, et la moelle est excentrée.

Une autre anomalie est visible à l'œil nu sur les sections transversales : les deux lobes de la tige sont striés d'arcs bruns, d'une couleur semblable à celle de la zone libérienne périphérique. Ces arcs, disposés de part et d'autre du plan de symétrie de la tige, correspondent effectivement à du liber et leur couleur, comme celle du liber externe, est due à de nombreuses zones tangentielles de cellules tannifères (fig. 77).

Le bois de cette Papilionacée, comme celui de *Mucuna pruriens*, est riche en parenchyme cellulosique (fig. 78). Les vaisseaux sont recouverts de quelques couches de cellules lignifiées et les fibres, aux

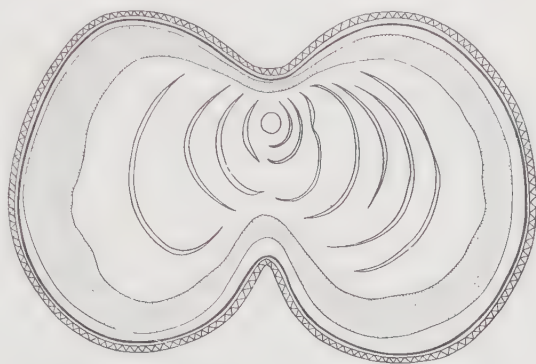


FIG. 77. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 40 mm de *Milletia hirsuta* (Papilionacées). Les deux lobes de bois sont traversés par des croissants de liber.



FIG. 78. — Schéma de la coupe transversale de bois de *Milletia hirsuta*. ($\times 22,5$.)

parois épaisses peu lignifiées, ont ici la disposition circumvasculaire aliforme. Autour de ces massifs, les nombreuses zones de parenchyme sont peu épaisses et il ne s'y forme pas de liber. Mais, à certains moments, tout un arc de tissu produit par le cambium reste cellulosique sur plusieurs assises et il s'y différencie une véritable zone libérienne formée de quelques tubes criblés recouverts de cellules à tannins. Ces écailles concentriques de liber ne rejoignent en aucun point de liber externe (fig. 77) puisque, dès qu'elles sont recouvertes de bois en leur milieu, quelques assises lignifiées se sont aussi formées au-dessus de leurs extrémités.

Cette structure de tiges à anneaux libériens ne correspond pas à notre type 4 car, ici, l'accroissement en épaisseur est dû constamment au même cambium. Mais ce cambium a une activité anormale en produisant, par diffé-

renciation centrifuge, du parenchyme cellulosique dans lequel apparaît le liber. L'aspect macroscopique de cette structure n'est d'ailleurs pas le

même que celui de *Salacia cornifolia* dans lequel les zones successives de liber ont la même épaisseur que le liber externe.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Chez les Papilionacées lianes, il existe donc diverses anomalies du bois : lobes, sillons, inclusion de liber ou faisceaux externes. Plusieurs de ces anomalies peuvent coexister dans une même espèce : tiges lobées et à inclusions libériennes de *Milletia*, tiges à inclusions libériennes et à faisceaux externes de *Mucuna*.

La structure de *Mucuna* avait été décrite par SCHENCK. RUSSEL a bien vu les ilots de phloème dans le bois de *Milletia Barteri*, mais il ne donne pas suffisamment de détails sur leur formation pour savoir si nous sommes d'accord avec lui. Il s'agit bien, comme il le pense, d'un arrêt momentané de la formation du xylème, mais le cambium a continué à fonctionner et le liber se différencie sur sa face interne, dans un tissu centrifuge. Cette inclusion de liber dans le bois ne se rattache donc à aucun des types décrits dans la première partie.

Les petits faisceaux sous-péricycliques de *Mucuna* sont formés par des segments cambiaux apparus au sein des rayons hypertrophiés secondaires à leur sortie du liber. Cette anomalie peut être rattachée au type 4, mais l'anneau de faisceaux isolés se développe très peu, car la tige reste toujours frêle.

7° *Malpighiacées.*

I. — HISTORIQUE.

En 1891, VAN TIEGHEM a vu, chez certaines lianes Malpighiacées à parenchyme ligneux abondant, une reprise de division cellulaire qui entraîne une fragmentation du bois et la formation de faisceaux tertiaires dans le parenchyme.

SCHENCK (1893) cite des genres à massif ligneux sillonné (*Tetrapteris*, *Heteropteris*, *Peixotoa*) et le genre *Dicella* dont le bois des tiges et des racines renferme un tissu mou produit à l'intérieur du cambium.

Au cours de leur étude des Malpighiacées du Paraguay, CHODAT et VISCHER (1917) ont constaté que toutes les lianes Malpighiacées n'avaient pas forcément une structure anormale, mais qu'il n'y avait jamais « d'anomalies dans les espèces érigées, frutescentes ou arborescentes » (p. 82). Ils décrivent trois genres anormaux : *Dicella*, *Mascagnia*, et *Banisteria*. Chez *Dicella*, des arcs libériens se différencient dans le bois à partir du parenchyme produit à l'intérieur du cambium. Dans les tiges de *Mascagnia anisopetala*, le bois est lobé et les faisceaux se dispersent à la suite de la déchirure de l'anneau central. Le bois des tiges de *Banisteria Hassleriana* renferme du parenchyme et se déchire radialement, puis tangentiellement

suivant ces bandes, isolant l'anneau ligneux central qui reste entier. Les faisceaux périaxiaux se fragmentent ensuite en zones circummédullaires.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Dans la forêt éburnéenne, nous n'avons trouvé aucun des genres anormaux cités par nos devanciers. Mais nous avons récolté quatre lianes Malpighiacées dont deux seulement ont une structure anormale.

1° *Lianes à structure normale* :

Acridocarpus sp., liane sarmenteuse.

Banisteria leona Cav., liane sarmenteuse.

2° *Triaspis odorata* A. Juss. — Cette liane sous-ligneuse a ses tiges sillonnées suivant le type 2, mais peu profondément.

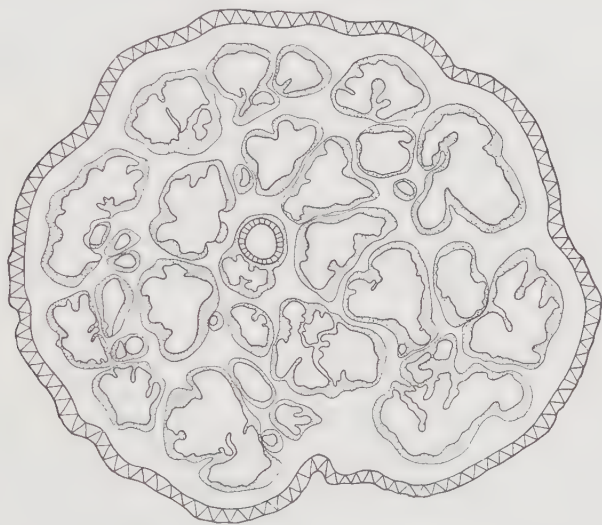


FIG. 79. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 28 mm de *Flabellaria paniculata* (Malpighiacées). L'anneau de bois axial est resté intact. Les massifs de bois périaxial sont disséminés dans du parenchyme.

3° *Flabellaria paniculata* Cav. — Les troncs de cette liane volubile s'enroulent autour de leur support suivant le sens trigonométrique. Leur section peut dépasser 30 mm de diamètre.

La coupe transversale d'une tige de 28 mm, par exemple (fig. 79), présente la grande dispersion des faisceaux déjà décrite par Снорат dans d'autres genres. Nous indiquerons seulement les caractères essentiels de cette structure anormale, car son évolution est voisine de celle d'*Afromendocia iodoides*.

Dans la jeune tige, il se forme un anneau continu de bois axial à vaisseaux peu nombreux disposés en files radiales. Le bois périaxial commence à se différencier à la périphérie de cet anneau lorsqu'il a atteint 4 mm de diamètre. Ce bois périaxial, à gros pores (270 μ), ne se développe pas en anneau continu, mais est profondément lobé comme chez *Afromendonia*. Il est riche en bandes tangentielles de parenchyme resté cellulosique. Bientôt, ce parenchyme intérieur au bois se développe et isole le bois périaxial inhomogène de l'anneau ligneux axial. Au même moment, ce parenchyme provoque la séparation et l'éloignement des différents lobes du bois périaxial. Des fragmentations se produisent aussi au sein de chacun des lobes, isolant de petits massifs ligneux dépourvus de liber superposé.

Des cloisonnements cambiaux ont lieu dans le parenchyme qui entoure tous les éclats de bois. Ils prolongent le cambium normal de façon à envelopper complètement chacun des lobes ligneux ou apparaissent entièrement sur toute la périphérie des petits massifs de bois non accompagnés de liber. Du liber se différencie sur la face de ce cambium opposée au bois. L'anneau ligneux axial, qui reste entier, se recouvre, lui aussi, de liber.

En face des principaux massifs de bois périaxial, le cambium ne forme pas uniquement du liber, mais des massifs libéro-ligneux inverses où le bois, bien développé, est identique au bois périaxial.

La tige de *Flabellaria paniculata* est donc formée d'un anneau de bois dense, qui entoure complètement la moelle, et de nombreux faisceaux libéro-ligneux dispersés dans le parenchyme abondant. Ce parenchyme provient de l'accroissement du parenchyme ligneux cellulosique et des rayons médullaires qui se sont allongés en parenchyme de dilatation radial.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Parmi les Malpighiacées lianes, certaines ont une structure anatomique normale, tandis que d'autres ont un massif ligneux plus ou moins sillonné, ou des îlots de liber inclus dans le bois ; d'autres, enfin, possèdent la structure que nous considérons comme la plus compliquée parmi les structures anormales. Nous avons récolté, en Côte-d'Ivoire, une liane ayant cette dernière anomalie, *Flabellaria paniculata*.

L'aspect des sections de tiges jeunes de *Flabellaria* ou d'*Afromendonia* est le même : anneau ligneux autour de la moelle, bois périaxial lobé. Celui des tiges âgées paraît aussi être le même : faisceaux dispersés dans du parenchyme. L'anatomie des tiges de ces deux lianes évolue, d'ailleurs, de façon analogue et *Flabellaria* appartient bien au sixième groupe de structure, les « tiges à bois dispersé » dont *Afromendonia* est le type.

Cependant, chez *Flabellaria*, il n'y a pas de fragmentation de l'anneau ligneux axial et pas de développement de parenchyme de dilatation tangentiel, dont le rôle, chez *Afromendonia*, était d'éloigner les uns des autres les arcs de cet anneau axial.

Cette structure anormale n'a jamais été citée dans le genre *Flabellaria*. Mais, comme nous l'avons vu, CHODAT et VISCHER ont décrit chez *Banisteria Hassleriana* une structure qui présente des analogies avec celle de *Flabellaria*, mais une différence essentielle tient à la fragmentation du bois en zones circummédullaires chez *Banisteria*, alors que, chez *Flabellaria*, la fragmentation du bois est beaucoup moins régulière.

8° Hippocratéacées.

I. — HISTORIQUE.

SCHENCK (1895) a été le premier à constater des anomalies anatomiques dans les tiges d'Hippocratéacées. Il a observé divers individus souvent indéterminés et a reconnu trois types de structures anormales (p. 131 et suiv.) :

- 1° Le massif ligneux sillonné (genre indéterminé) ;
- 2° La séparation du bois en faisceaux isolés par des rayons médullaires larges (*Hippocratea*) ;
- 3° L'apparition de cambiums successifs dans le parenchyme péricyclique (*Salacia*).

Il divise cette dernière anomalie en plusieurs groupes suivant que les zones libéro-ligneuses produites sont complètement formées, interrompues, ou même que le liber est divisé en îlots du type *Strychnos*.

En 1926, PFEIFFER ne fait que citer les travaux de SCHENCK.

RECORD (1938) étudie les bois américains appartenant à l'ordre des Célastrales qui comprend les Hippocratéacées (p. 22). Il y reconnaît deux structures anormales : les massifs ligneux interrompus et concentriques. Les sillons caractérisent certaines espèces d'*Hippocratea*, les cambiums successifs existent chez les *Salacia*.

En 1943, RECORD et HESS complètent cette étude. Ils constatent que le bois d'*Hemangium* a tendance à se sillonner. Ils observent des couches successives de xylème et phloème séparées par de larges bandes de parenchyme conjonctif contenant des groupes de cellules pierreuses chez *Cheiloclinium gleasonianum* A. C. Sm. et *Salacia*. Et ils rencontrent la structure anormale du type foraminé (îlots de liber interligneux) chez *Cheiloclinium cognatum* A. C. Sm. et *Prionostemma aspera* Miers.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

En Côte-d'Ivoire, nous avons rencontré plusieurs espèces d'*Hippocratea* et de nombreux *Salacia*. Ce sont généralement des lianes à rameaux préhensiles, mais quelques-uns sont de véritables arbustes qui se tiennent dressés sans le secours d'un support.

La plupart des espèces étudiées présentent des anomalies de structure.

Toutefois, certaines ont une croissance absolument normale et des *Hippocratea* ont la structure citée par les auteurs précédents, dans laquelle les faisceaux libéro-ligneux sont séparés par des rayons très larges, mais que nous ne considérons pas comme une véritable structure anormale.

1° *Lianes à structure normale ou voisine de la normale.* — *Hippocratea myriantha* Oliv. : Les faisceaux sont séparés par des rayons larges lignifiés.

Hippocratea sp. : Les faisceaux sont séparés par des rayons médullaires qui deviennent cellulotiques à la périphérie. L'apparition de nouveaux rayons dans les faisceaux les divise par dichotomie.

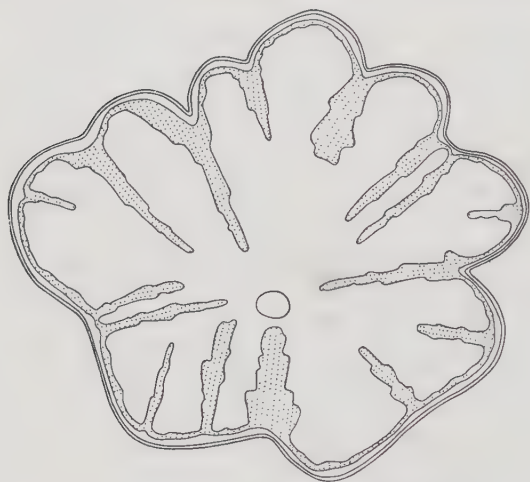


FIG. 80. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 35 mm d'*Hippocratea* sp. (Hippocratéacées).

2° *Hippocratea* sp. — Une tige de 35 mm de section de cette liane est marquée extérieurement par des lobes irréguliers. La coupe transversale révèle des sillons profonds correspondant aux dépressions de l'écorce et des sillons apparus plus récemment, qui n'ont pas encore eu d'influence sur l'aspect externe de la tige (fig. 80).

La structure anormale de cette tige correspond exactement à celle de *Salacia bipindensis* (type 2). Il s'est simplement ajouté un phénomène supplémentaire de décentrement de la moelle par suite de l'activité plus faible du cambium sur une certaine longueur de sa circonférence.

Au début du développement du bois périaxial, les premiers sillons apparaissent aussi au nombre de cinq. Puis de nouveaux sillons se produisent irrégulièrement entre les premiers. Les paliers successifs d'élargissement des sillons sont très nombreux (fig. 81), chacun est recouvert d'un petit massif libérien. La zone médiane de chaque sillon est occupée par du parenchyme provenant du développement anarchique des rayons libériens. Les bords du sillon se rapprochent constamment par suite de l'étalement en éventail des masses ligneuses voisines, ce qui produit l'écrasement de ce parenchyme.

La description du développement de la tige sillonnée prise comme type dans la première partie convient donc pour cet *Hippocratea*. Les sillons apparaissent simplement avec moins de régularité et dans un bois à croissance dissymétrique qui entraîne un décentrement de la moelle.

3° *Hippocratea* sp. aff. *clematoides* (fig. 82). — Dans une tige de 8 mm de section de cet *Hippocratea*, les gros vaisseaux du bois périaxial apparaissent et quatre sillons commencent à se dessiner. Les tiges peuvent atteindre 100 mm. Elles ont une section carrée et leur bois s'est complètement déchiré en quatre masses séparées par du parenchyme.

4° *Hippocratea vignei* Hoyle. — La tige de cette liane a une section carrée. Les sillons du type 2 se produisent très tardivement. En effet, dans la tige de 55 mm de section, le fond des sillons est à 20 mm de la moelle, alors que le bois périaxial a commencé à se développer à 2 mm du centre. Les plus grosses tiges ont environ 100 mm.

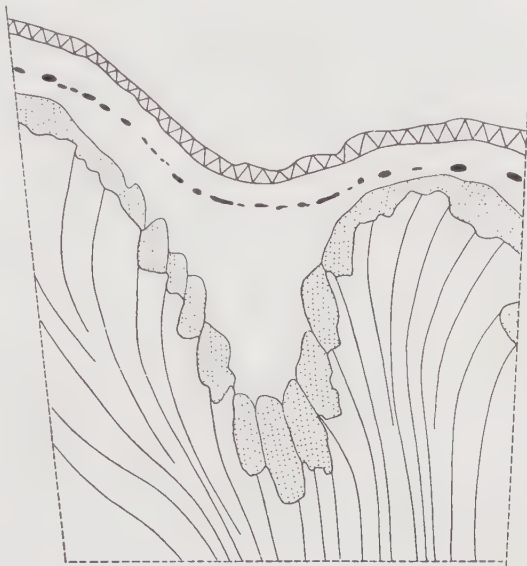


FIG. 81. — Schéma d'un fragment de la coupe de la figure 80 montrant les paliers successifs d'un sillon ligneux rempli de liber. ($\times 12$.)

5° *Hippocratea Rowlandii* Loes. — Les tiges de cette espèce sont tordues et très profondément sillonnées. Leur développement correspond exactement au type 2. Elles ne dépassent pas le calibre de 40 mm.

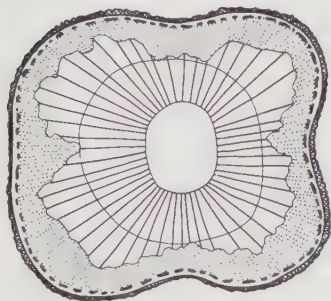


FIG. 82. — Schéma de la coupe transversale d'une tige d'*Hippocratea* sp. aff. *clematoides*, de 8 mm. Le bois périaxial commence à se développer en quatre massifs.

6° *Hippocratea africana* (Wild.) Loes. (cf. var. *togoica* Loes.) (fig. 83). — Cette autre liane a une structure analogue à *Salacia bipindensis*. Le diamètre maximum de la section de ses tiges est 40 mm.

Parmi les *Salacia*, nous avons rencontré trois types de structures : les sillons, les îlots interligneux et les anneaux concentriques. Nous décrivons les espèces en les classant par structures ; dans chaque groupe, elles sont par ordre alphabétique.

7° *Salacia bipindensis* Loes. — Les tiges de cette liane sarmenteuse dépassent rarement 30 mm de diamètre. Leur bois est sillonné très profondément et les sillons sont remplis de liber et de parenchyme. La description détaillée de ces tiges, choisies pour illustrer

la deuxième famille de structures anormales, a déjà été faite (fig. 3 à 7), nous n'y reviendrons pas ici.

8° *Salacia alpestris* A. Chev. — Les tiges de 50 mm sont carrées et creusées de quatre dépressions longitudinales. Sur la coupe transversale, quatre sillons libériens pénètrent très profondément dans le bois. Deux d'entre eux se sont même rejoints à travers la moelle, déchirant complè-

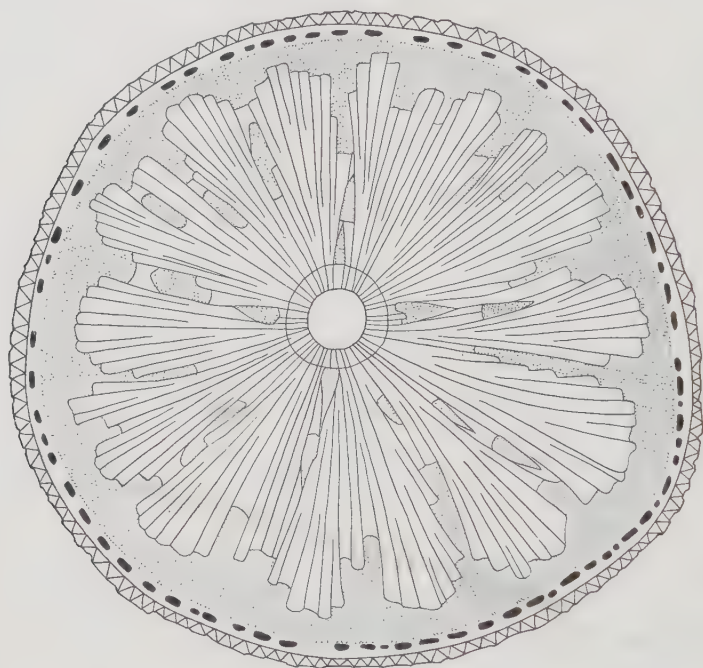


FIG. 83. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 18 mm d'*Hippocratea africana*.

tement la tige. De petits sillons plus récents produisent des lobes secondaires peu marqués à l'extérieur de la tige.

Le bois de cette espèce est différent de celui des autres *Salacia*, car il est traversé de rayons larges (20 cellules) et très hauts (plusieurs millimètres).

9° *Salacia* sp. — Les tiges de cette espèce appartiennent aussi au type sillonné. Sur la coupe transversale d'une tige de 10 mm (fig. 84), cinq sillons s'approchent plus que les autres de la moelle. Ces sillons, apparus les premiers lors de la croissance de la tige, ont leur base à environ 1 mm du centre. D'autres invaginations du bois se sont produites plus tard à des dates variables. Dans tous ces sillons, seuls les îlots de liber et très peu du parenchyme qui les recouvre sont restés celluloseux. Les rayons larges, qui occupent la majeure partie des sillons, d'un palier au suivant, sont

lignifiés (1). Aussi, à première vue, le bois de cette tige semble-t-il ponctué d'îlots de liber interligneux.

Dans les tiges adultes, les arcs de cambium à fonctionnement unilatéral sont plus grands et plus rapprochés dans le temps. Les sillons s'élargissent ainsi rapidement tandis que le cambium voisin s'allonge au-dessus d'eux et les recouvre de ponts ligneux. Les formations récentes de la tige de 16 mm sont donc des arcs libéro-ligneux irréguliers rattachés à la masse ligneuse générale.

Cette liane appartient donc dans sa jeunesse au deuxième groupe des structures anormales, quoique la fermeture des sillons par des rayons lignifiés confère à son bois un aspect analogue à



FIG. 84. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de la tige de 10 mm de *Salacia* sp. (Hippocratéacées) ($\times 6$).

celui des *Strychnos*. Dans les tiges adultes, la structure du bois passe progressivement au quatrième type par élargissement des sillons et leur recouvrement par la masse ligneuse.

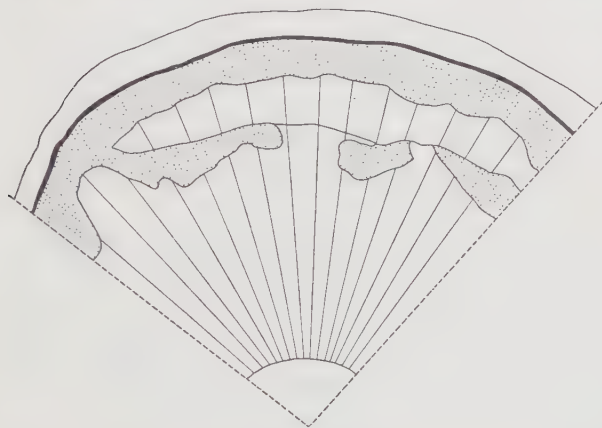


FIG. 85. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de tige jeune de *Salacia Zenkeri*. ($\times 20$.)

10° *Salacia Zenkeri*

Loes. — Au début de la croissance, le bois a des pores très fins. Lorsque l'anneau de bois axial atteint 0,5 mm à 1 mm, le diamètre des pores augmente et il se produit des invaginations dans le bois. Ces dépressions remplies de liber sont parfois très rapprochées et plusieurs massifs li-

bériens restent accolés en zones tangentielles plus ou moins longues (fig. 85). Le bois recouvre ces arcs libériens ; il s'accroît un certain temps, puis se creuse de nouvelles dépressions séparées les unes des autres, et la crois-

(1) Nous avons déjà observé ce phénomène de fermeture du sillon par des cellules lignifiées chez *Salacia bipindensis*, mais il se généralise chez ce *Salacia*.

sance en épaisseur du rameau se poursuit sur un mode voisin de celui des *Strychnos* (1) en enfermant dans le bois des cercles successifs d'îlots de liber interligneux (fig. 86).

La tige de cette liane appartient donc au troisième groupe des structures anormales, quoique, dans leur jeunesse, certains rameaux se rattachent au quatrième type. Les tiges ne dépassent pas le calibre de 30 mm à 40 mm.

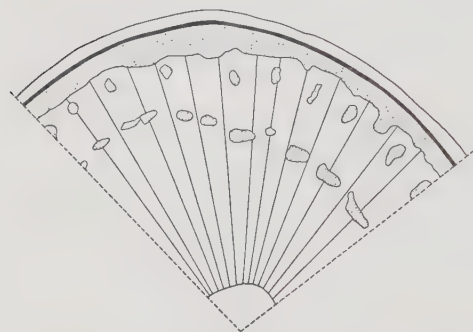


FIG. 86. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de tige adulte de *Salacia Zenkeri*. Le liber est inclus dans le bois sous forme d'îlots voisins de ceux des *Strychnos*. ($\times 6$).

11° *Salacia owabiensis* Hoyle.

— Chez ce *Salacia*, de petites anfractuosités apparaissent dans le bois de la tige de 10 mm. Mais l'activité des segments cambiaux ne fait que diminuer un peu en direction du bois sans cesser complètement, car les sillons garnis de liber sont à peine plus profonds dans la tige de 20 mm. Des arcs cambiaux

naissent à l'extérieur du liber superposé aux dépressions et produisent des massifs libéro-ligneux. Comme nous n'avons pas récolté de tige plus épaisse, nous ne savons pas si le cambium s'étend progressivement à toute la périphérie et s'il se forme un nouvel anneau libéro-ligneux complet.

A cet état de leur développement, les tiges de *Salacia owabiensis* montrent une modification du type 4 dans laquelle le second anneau libéro-ligneux est réduit à l'état d'écailles isolées.

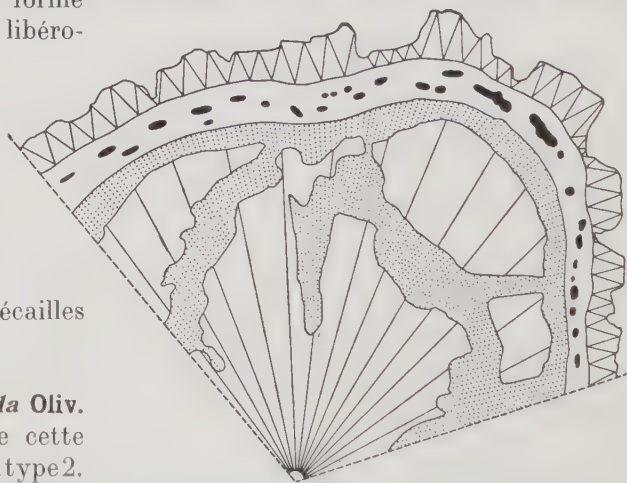


FIG. 87. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de tige de 20 mm de *Salacia lucida*. ($\times 6$.)

12° *Salacia* aff. *lucida* Oliv.

— Les jeunes tiges de cette espèce appartiennent au type 2. Les sillons apparaissent d'ailleurs tardivement lorsque l'anneau de bois axial est déjà recouvert par 1 mm de bois périaxial. Après un certain accroissement en épaisseur de la tige, les paliers successifs d'arrêt d'activité du cambium

(1) Nous passons rapidement sur ces formations, car nous les étudierons en détail dans le cas de *Salacighia* p. 413 et suiv.).

élargissent rapidement les sillons. Simultanément, des cloisonnements se produisent dans les parties externes du liber et donnent naissance à des massifs libéro-ligneux larges, séparés les uns des autres par des zones radiales de parenchyme secondaire cellulosique (tige de 20 mm, fig. 87). L'ensemble de ces massifs très proches les uns des autres constitue un anneau libéro-ligneux superposé aux tissus conducteurs plus anciens. La tige adulte appartient donc au type 4. Mais la structure de cette tige est plus irrégulière que celle de *Salacia cornifolia* et les sillons libériens du premier massif ligneux sont beaucoup plus profonds.

13° *Salacia cornifolia* Hook. f. — L'étude détaillée de cette espèce a été faite lors de la description du quatrième groupe de structures (fig. 12 à 16). Une tige de 16 mm de section est formée de trois anneaux libéro-ligneux successifs. Les tiges peuvent atteindre 40 mm.

14° *Salacia Tshopoensis* de Wild. (*S. Caillei* A. Chev.). — Les tiges de cette liane peuvent devenir assez grosses (50 mm). Leur structure appartient au type 4.

L'aspect général des anneaux est le même que chez *Salacia cornifolia*, mais ils sont moins épais et présentent quelques différences à l'observation microscopique. Les zones libéro-ligneuses successives sont traversées par des rayons larges qui divisent le liber en massifs isolés les uns des autres. Certains de ces rayons passent même d'un complexe libéro-ligneux au suivant.

Chaque anneau ligneux est séparé de l'anneau libérien précédent par de nombreuses assises de parenchyme secondaire (1) à l'extérieur desquelles se sont produits les cloisonnements qui ont donné naissance au cambium. Des groupes de fibres sont disséminés à travers ce parenchyme (fig. 88).

Le premier anneau cambial surnuméraire apparaît dans la tige de 6 mm de section. La tige de 30 mm $\times$ 38 mm est composée de neufs anneaux superposés.

15° *Salacighia Malpighioides* Loes. — Cette unique espèce du troisième genre d'Hippocratéacées récolté est aussi une liane à rameaux préhensiles. Ce genre n'est pas toujours distingué du genre *Salacia* et ceci nous a conduit à étudier soigneusement son anatomie pour

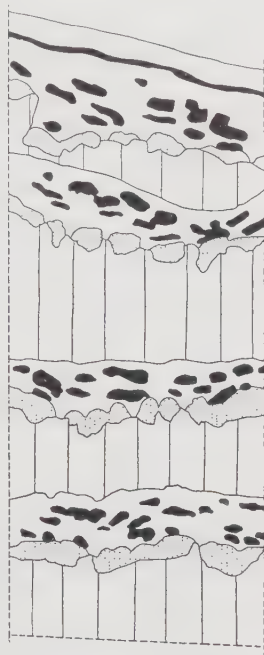


FIG. 88. — Schéma d'un fragment de coupe transversale de tige de *Salacia Tshopoensis* montrant la succession des anneaux libéro-ligneux et leur séparation par du parenchyme riche en fibres. ($\times 15$).

(1) Chez *Salacia cornifolia*, le liber est continu et occupe pratiquement toute l'épaisseur de l'anneau jusqu'au bois.

mettre en relief quelques ressemblances et divergences entre les deux genres.

a. *Généralités.* — Les rameaux jeunes de *Salacighia Malpighioides* sont recouverts d'un rhytidome très mince brun rouge, à lenticelles dispersés et bien visibles. Une tige adulte, d'un calibre de 40 mm, est subcylindrique avec des nœuds fortement marqués; son liège est encore mince et la surface en est finement crevassée longitudinalement. L'observation à l'œil nu de la section d'une telle tige révèle de petites ponctuations brunes, formations analogues aux îlots de liber interligneux des *Strychnos* (fig. 89).



FIG. 89. — Schéma de la coupe transversale du bois de *Salacighia malpighioides* (Hippocratéacées). ($\times 25$.)

chyme contenant des tannins et des cristaux composés d'oxalate. Dans la tige très jeune, de petits îlots de fibres sont disposés suivant une circonférence. Ces fibres aplaties sont très allongées suivant l'axe de la tige. Dans les tiges plus âgées, il apparaît des sclérides à l'intérieur de cet anneau et cet ensemble, mêlé à du parenchyme, constitue la zone péryclicque.

Le parenchyme libérien et le liber sont traversés par des rayons étroits; certaines de leurs cellules contiennent des tannins, d'autres des cristaux composés d'oxalate. Les tubes criblés, ou du moins les parois transversales criblées, permettant de les reconnaître, sont très rares dans le liber externe. Des invaginations apparaissent dans la zone génératrice libéro-ligneuse des tiges de 3 mm environ. Lorsque la tige vieillit, elles se referment en provoquant l'inclusion des cordons libériens dans le bois.

b. *Tiges jeunes. Évolution de la structure.* — Le suber se développe très tôt. Une jeune tige de 1,5 mm en possède déjà quatre ou cinq assises sous l'assise sous-épidermique. Les parois de ses cellules présentent la réaction normale de la subérine (coloration par le Rouge Soudan) tandis que toute la cavité cellulaire est garnie de lignine (coloration verte par le vert d'iode et pourpre par la phloroglucine chlorhydrique). Une semblable obstruction de la cellule par de la lignine n'a pas été observée chez les autres *Salacia* étudiés.

Le tissu cortical est formé par quelques cellules de collenchyme aux parois peu épaisses et de paren-

c. *Étude spéciale de l'anomalie.* — Les petits ilots criblés inclus dans le bois sont disposés à peu près régulièrement sur des circonférences concentriques écartées l'une de l'autre de $400\ \mu$ à $500\ \mu$. Dans les couches les plus externes, les massifs ont $250\ \mu$ à $300\ \mu$ suivant leur axe radial et $500\ \mu$ d'axe tangentiel, ils sont distants les uns des autres de $500\ \mu$ en moyenne. Les massifs criblés anciens sont plus petits ($150\ \mu \times 170\ \mu$) et plus rapprochés. Les premiers ilots formés sont même, parfois, tellement rapprochés que plusieurs d'entre eux sont réunis en une zone libérienne unique (fig. 90). Dans une tige jeune, on peut ainsi voir un anneau libérien presque continu qui pourrait faire croire à une structure à anneaux libéro-ligneux concentriques ; dans d'autres rameaux, les ilots restent toujours isolés les uns des autres.

Les sillons commencent à apparaître dans des tiges de 2,5 mm. Dans une tige de 4 mm (fig. 90), le premier anneau libérien est presque complètement recouvert par plusieurs assises de bois et, en certains points, il se forme de nouvelles anfractuosités.

L'aspect des ilots de liber interligneux de *Salacighia* (1) permet de les rattacher au type *Strychnos*. Comme chez les *Strychnos*, ces ilots sont les sections transversales de cordons libériens qui s'allongent parallèlement à l'axe de la tige, d'un nœud au suivant. Ils apparaissent à un âge précoce chez *Salacighia* (rameaux de 2,5 mm), un peu plus tard chez *Salacia Zenkeri* (3 mm). Ils sont dus à une diminution, puis à l'arrêt complet de l'activité de segments cambiaux en direction du bois et à un accroissement correspondant de la formation du liber. Généralement, l'anomalie ne se manifeste pas brusquement sur toute la longueur de l'arc cambial, elle commence en un point et gagne de part et d'autre au fur et à mesure de l'apparition de nouvelles couches lignifiées. Il s'en suit la formation d'une cavité en cuvette dans laquelle le cambium du fond rejoint, par les parois obliques, le cambium normal. Jusqu'à ce moment, la zone génératrice est donc continue. Au-dessus de cette inclusion de liber, des cloisonnements raccordent ensuite les deux arcs externes de la zone génératrice. Le cambium reprend ainsi son aspect normal et forme, sur toute sa longueur, du bois et du liber dans les proportions habituelles.

Le mode de recouvrement de ces ilots libériens n'est pas exactement le même que dans le cas typique des *Strychnos*. Chez ces derniers, la zone

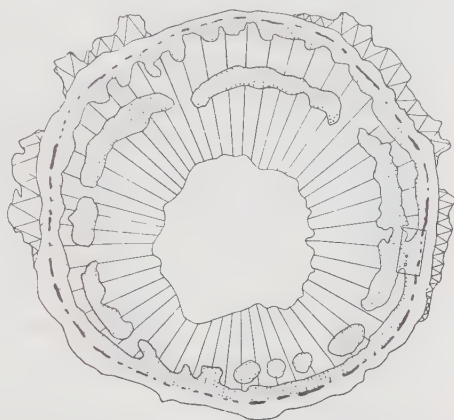


FIG. 90. — Schéma de la coupe transversale de la tige de 4 mm de *Salacighia Malpighioides*.

(1) Et aussi celui de *Salacia Zenkeri*.

génératrice apparaît très tôt au-dessus de la cavité, elle se forme générale-

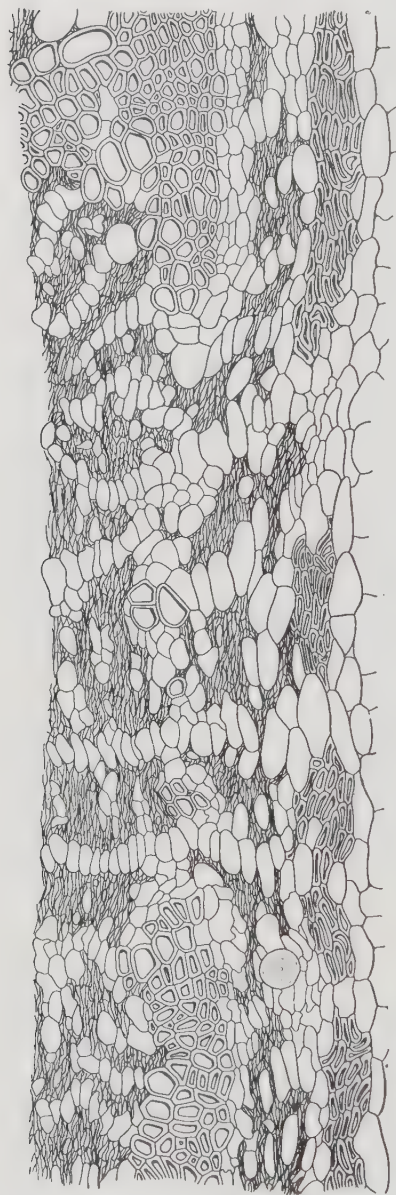


FIG. 91. — *Salacighia Malpighioides*. Détail de la partie encadrée sur la figure 90. De droite à gauche : fibres péri-cycliques ; parenchyme cellulosique avec de nombreuses cellules écrasées, pont ligneux en formation ; parenchyme et cellules écrasées appartenant à la zone libérienne incluse. ($\times 160$.)

ment de proche en proche à partir de l'une des extrémités du cambium normal. Le cambium redevient ainsi régulier avant l'apparition des cellules lignifiées. Chez *Salacighia*, le pont ligneux semble aussi prendre naissance sur les bords du sillon, mais le phénomène est un peu différent de celui décrit précédemment : aucune zone génératrice continue n'a été observée à l'orifice de la cavité, au contraire, les cellules ligneuses apparaissent isolées les unes des autres à partir de cellules déjà différenciées ; les premiers cloisonnements se manifestent par la suite parallèlement aux parois lignifiées externes (fig. 91). Il se forme plusieurs assises de ces cellules avant le raccord des divers tronçons de cambium. La lignification gagne à partir de ces différents foyers. Les massifs lignifiés sont séparés par un tissu cellulosique déjà plus ou moins écrasé et qu'ils compriment entre eux, ceci explique les longues traces cellulosiques dans les assises de bois du bord tangentiel externe des îlots (fig. 92). Les premières cellules lignifiées formées sont des cellules de parenchyme ligneux, des rayons ligneux et des fibres cloisonnées, elles sont généralement garnies de tannins. Les fibres trachéides apparaissent plus tard, lorsque la zone génératrice est complètement raccordée. Le phénomène de recouvrement est le même qu'il s'agisse des îlots libériens de la tige adulte ou des grands arcs libériens tangentiels de la très jeune tige.

Le fond de la cavité occupée par un îlot de liber interligneux est tapissé de cambium. Ces cellules, entre le bois et le liber, gardent toujours un aspect aplati, pourtant elles ne continuent pas à se diviser après le recouvrement de l'îlot par un pont ligneux. Dans le cas des *Strychnos*, l'activité du fragment

cambial se prolonge après la fermeture de l'îlot et le tissu libérien le plus ancien est repoussé contre la barrière rigide du pont ligneux et s'écrase contre lui. Par contre, chez *Salacighia*, de nombreux îlots récents renferment un tissu écrasé avant d'être complètement recouverts par le bois (fig. 91). L'écrasement de ce liber est donc dû à la destruction normale d'un tissu mort repoussé par les formations récentes, sans aucune intervention d'un tissu plus résistant. Le liber le plus récent se trouve au fond de l'îlot, au contact du cambium. Il est formé de tubes criblés et de cellules compagnes groupés en plaques radiales séparées par des rayons nombreux. Les tubes criblés se reconnaissent facilement sur les coupes longitudinales, car leurs éléments communiquent entre eux par des plages criblées composées très obliques et allongées ($25\ \mu$ à $35\ \mu$). Ces éléments criblés ont une structure étagée alors que les éléments du bois ne présentent pas cette particularité. La longueur moyenne des éléments de tubes criblés ($325\ \mu$) est voisine de celle des éléments de vaisseaux ($370\ \mu$). De nombreuses parois criblées de ce liber interligneux sont garnies sur les deux faces d'une couche de callose (1). Nous n'avons pas observé de callose dans le liber externe très peu épais, mais nous n'y avons pas non plus mis en évidence, de façon sûre, des tubes criblés. Le rôle de conduction de la sève est peut-être entièrement rempli par le liber interligneux. La callose n'existe pas chez *Salacia bipindensis* ni chez *S. cornifolia*; par contre, elle est aussi très abondante dans les îlots libériens de *Salacia Zenkeri* et des *Strychnos*.

En résumé, les tiges de *Salacighia Malpighioides* ont une structure anormale du type 3. Dans les rameaux jeunes, les premiers îlots formés sont très rapprochés, plusieurs d'entre eux sont même, parfois, groupés en une zone libérienne circummédullaire très allongée, structure voisine du type 4 (anneaux concentriques).

La phénomène de recouvrement des îlots n'est pas identique à celui des



FIG. 92. — Coupe transversale d'un îlot libérien de *Salacighia Malpighioides* ($\times 170$.)

(1) Coloration bleu céleste intense par le bleu coton acétique.

Strychnos. Ici, des cellules de parenchyme lignifié se différencient en groupes isolés au-dessus de l'îlot criblé, le cambium et le liber n'apparaissent qu'ensuite.

Comme chez les *Strychnos*, la callose est abondante dans les tubes criblés, même récents. Elle n'existe pas chez les *Salacia* sans îlots interligneux.

Le liber externe étant très réduit, le liber interligneux a un rôle important dans la conduction de la sève.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

La plupart des espèces d'Hippocratéacées lianes de la Côte-d'Ivoire ont donc une structure anatomique anormale. Trois types d'anomalies sont représentés dans cette famille :

1. Les tiges sillonnées (nombreux *Hippocratea* et *Salacia bipindensis*);
2. Les tiges à îlots interligneux (*Salacia Zenkeri* et *Salacighia Malpighioides*);
3. Les tiges à anneaux concentriques (nombreux *Salacia*).

Des intermédiaires existent entre ces différentes structures parmi les espèces observées.

Les sillons profonds de *Salacia bipindensis* s'élargissent brusquement dans la tige âgée de *Salacia* sp. et se recouvrent d'arcs ligneux, conférant tardivement à cette espèce une structure du quatrième groupe. Le même phénomène se produit chez *Salacia* aff. *lucida*.

Il y a passage de la quatrième famille des structures à la troisième chez *Salacighia Malpighioides* et *Salacia Zenkeri* : des rameaux jeunes possèdent de grands arcs libériens inclus dans le bois tandis que, par la suite, le liber est dispersé sous forme d'îlots ressemblant à ceux des *Strychnos*. Les premières étapes de l'inclusion du liber dans le bois sont semblables dans les deux cas, mais le recouvrement de l'îlot est un peu différent. Chez les *Strychnos*, le cambium apparaît le premier et différencie du liber avant le bois, alors que, chez les Hippocratéacées, les premiers cloisonnements cambiaux n'ont lieu qu'après la différenciation de cellules lignifiées au sein du parenchyme superposé à l'îlot.

Les Hippocratéacées lianes renferment donc des exemples très intéressants de passage de la structure sillonnée à la structure à îlots libériens.

Est-ce que ces divergences dans la disposition du bois et du liber correspondent à d'autres différences anatomiques importantes ? Pour répondre à cette question, nous comparerons les principaux tissus de trois espèces ayant chacune une anomalie différente : *Salacia bipindensis*, *Salacia cornifolia* et *Salacighia Malpighioides*.

Dans ces trois espèces, les pores sont disséminés et isolés. Leur calibre est moyen (110 μ à 130 μ) ; ils sont un peu plus abondants chez *Salacia bipindensis* (26 par mm^2) et *S. cornifolia* (30 à 40 par mm^2) que chez *Salacighia* (19 par mm^2). Les perforations entre les éléments de vaisseaux sont simples, les ponctuations sont fines et disposées en files obliques. Les rayons ligneux

sont nombreux (16 à 10 par mm), petits, étroits, presque toujours unisériés et homogènes (cellules carrées et cellules dressées). Cependant on trouve parfois chez *Salacighia* des rayons trisériés et de rares cellules couchées. D'autre part, il existe chez *Salacia cornifolia* (comme chez les autres *Salacia* à anneaux concentriques) quelques rayons larges plurisériés. Le parenchyme ligneux, rare, est réduit à quelques cellules autour des vaisseaux et sur le bord externe des formations libériennes anormales. Les fibres trachéides à ponctuations aréolées, à orifices croisés sont courtes (750 μ) chez *S. bipindensis* et *Salacighia*, plus longues (1170 μ) chez *S. cornifolia*, elles sont étroites et ont des parois d'une épaisseur moyenne. Le bois de *Salacia* comprend, d'autre part, des fibres à parois minces en couches circummédullaires, avec une disposition analogue à celle du parenchyme. Chez *Salacighia*, ces fibres sont toujours cloisonnées, les cloisons sont moins fréquentes chez *S. cornifolia* et très rares chez *S. bipindensis*.

Dans les trois espèces, le liber, riche en tubes criblés, renferme peu de cellules de parenchyme. Ces tubes criblés sont tous traversés par des plages criblées composées très obliques, seules celles de *Salacighia* sont garnies de callose.

Le péricycle est constitué par un anneau continu de sclérocyles (*S. cornifolia*), ou par de petits îlots groupés sur une circonférence (*S. bipindensis*), ou, encore, par des massifs disposés sans ordre dans du parenchyme (*Salacighia*).

Dans chacune de ces espèces, le liège a une structure différente : cellules rectangulaires, sans contenu, aux parois subérifiées assez minces (*S. bipindensis*) ; assises successives de ces cellules à parois minces et de cellules aux parois imprégnées de lignine (*S. cornifolia*) ; parois subérifiées et minces, mais bloc de lignine à l'intérieur de la cellule (*Salacighia*). Nous avons rencontré les deux premiers types de liège chez divers *Salacia*, mais le dernier paraît propre à *Salacighia*.

Les principales différences dans la constitution des tissus sont donc dues à la structure du liège, à la continuité de l'anneau sclérifié péricyclique, à la présence plus ou moins grande de fibres cloisonnées dans le bois et à l'accumulation de callose dans les tubes criblés et ne sont pas en relation avec le type de structure anormale.

Les anomalies de structure des Hippocratéacées ont donc été déjà toutes reconnues par SCHENCK, mais il était bon d'étudier en détail l'évolution de chacune au cours de la vie d'un individu et de considérer les espèces nouvelles.

9^o *Icacinacées.*

I. — HISTORIQUE.

La première reconnaissance d'une anomalie dans la famille date de 1843 (de JUSSIEU) : des plaques libériennes sont enfoncées dans des sillons du bois chez un *Phytocrene*.

Par la suite, SOLEREDER (1885, p. 97), puis ROBINSON (1889, 1890) trouvent la même anomalie dans plusieurs espèces dont *Iodes* et *Pyrenacantha* parmi les genres qui nous intéressent (1). Le bois de *Pyrenacantha* est creusé de cinq sillons. Chez *Iodes*, deux larges sillons se font face, la tige est aplatie : dans chaque entre-nœud, le bois se développe suivant les deux génératrices opposées privées de feuilles au nœud supérieur ; un tissu ligneux peu ou pas lignifié (2) se construit sur la face large surmontée par les feuilles.

Certaines tiges âgées sont constituées par des anneaux successifs sillonnés (*Sarcostigma*, SOLEREDER, 1885, p. 97 ; *Chlamydocarya*, ENGLER, 1893).

D'autre part, PFEIFFER (1926) cite des îlots de phloème interligneux chez *Iodes tomentella*.

Plus tard (1941), BAILEY et HOWARD ont étudié en détail cette famille au point de vue évolutif et ont montré que les tribus à caractères anatomiques les plus spécialisés sont celles qui comprennent le plus de plantes grimpantes.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

La plupart des Icacinacées récoltées sont des lianes sous-ligneuses volubiles ou fixées par des vrilles. Seules les tiges d'*Ikacina Mannii*, *Pyrenacantha Mangelotiana* et *Rhaphiostylis cordifolia* atteignent un gros diamètre. Les tiges de ces lianes ont des structures anormales variées.

1° *Iodes liberica* Stapf. — Cette Icacinacée, à feuilles opposées, s'accroche au moyen de vrilles. Ses tiges aplaties, à section en 8, ont été longuement décrites au cours de l'étude du cinquième groupe de structures anormales (fig. 17 à 34) dont elles ont été choisies comme plante type.

a. *Structure des tiges.* — Au point de vue anatomique, ce genre ne ressemble à aucune autre Icacinacée : le bois renferme beaucoup de parenchyme cellulosique ; les vaisseaux se développent en deux ailes légèrement lobées et susceptibles de se déchirer dans les tiges plus âgées ; l'anneau ligneux en contact avec la moelle se brise très tôt en quatre arcs ; deux faisceaux libéro-ligneux inverses se développent dans la moelle.

b. *Structure des racines.* — Les très jeunes racines d'*Iodes* ont deux ou trois faisceaux alternes. Entre ces faisceaux, il se développe quatre ou trois massifs superposés très largement séparés par du parenchyme secondaire.

(1) Ces auteurs ont décrit : *Phytocrene bracteata* et *P. hirsuta* (SOLEDERER) ; *Phytocrene macrophylla*, *Iodes tomentella*, *I. ovalis*, *Natsiatum helveticum*, *Pyrenacantha scandens* (ROBINSON).

(2) Ce tissu est peu lignifié chez *Iodes ovalis*, pas lignifié chez *Iodes tomentella*.

Lorsqu'il n'y a à l'origine que trois faisceaux secondaires, l'un d'eux est bientôt séparé en deux par du parenchyme. Le cambium encercle toujours ces massifs ligneux d'un anneau continu.

La racine de 8 mm par exemple (fig. 93) est entourée par une zone subérifiée, le parenchyme cortical est peu épais, le cylindre central est limité par un anneau péri-cyclique fibreux discontinu. Ces fibres sont séparées des faisceaux conducteurs par une grande épaisseur de parenchyme (1 000 μ). Chaque massif ligneux est surmonté de liber à gros tubes criblés. Le bois a de gros pores et renferme, comme le bois de la tige, des plages de parenchyme resté cellulosique. Les zones du parenchyme interfasciculaire né du cambium sont à peu près aussi larges que les

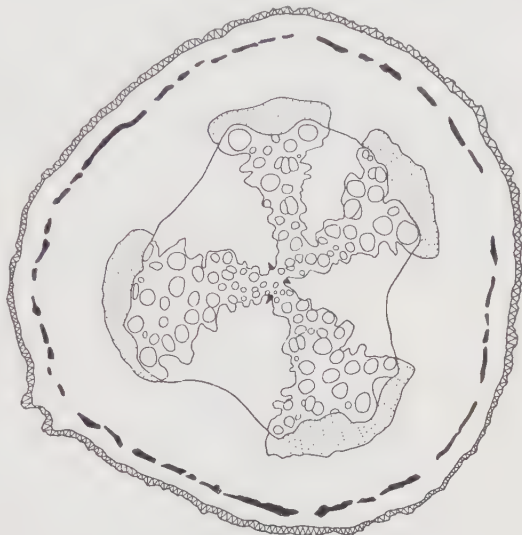


FIG. 93. — Schéma de la coupe transversale d'une racine de 8 mm d'*Iodes liberica* (Icacinacées). Près du centre, les trois massifs alternes (en noir).



FIG. 94. — Schéma de la coupe transversale d'une racine de 12 mm d'*Iodes liberica*. Du parenchyme s'est développé au centre de la racine (hachures) et des faisceaux inverses ont apparu en son sein.

massifs ligneux. A la pointe de ces zones, vers le centre, on aperçoit encore les faisceaux alternes. Les trois massifs secondaires se rejoignent à l'intérieur du triangle formé par les faisceaux primaires. Au centre, quelques cellules sont restées cellulosiques.

Dans les racines plus âgées, les quatre faisceaux se séparent : le phénomène est identique à celui des tiges, mais, ici, il est impossible d'alléguer, comme causes de la rupture, les mouvements de torsion externes ou les forces dues à l'augmentation du volume médullaire. La seule cause est donc le développement brusque, en direction tangentielle, de cellules lignifiées, mais encore vivantes. L'hypertrophie de ces cellules entraîne l'accroissement et le cloisonnement des cellules voisines. Il se développe, ainsi, de proche

en proche, un parenchyme de dilatation tangentiel qui gagne au sein du parenchyme interfasciculaire et écarte de plus en plus les faisceaux les

uns des autres. Ce parenchyme est disposé suivant deux diamètres perpendiculaires ; dans la racine de 12 mm (fig. 94), il est beaucoup plus développé suivant l'un d'eux.

Dans ce parenchyme de dilatation, il apparaît des zones cambiales (fig. 95) qui donnent naissance, plus tard, à des faisceaux tangentiels. Quoique le cambium existe sur toute la longueur du parenchyme de dilatation, les faisceaux restent petits et isolés les uns des autres. Dans ces faisceaux, le bois se différencie toujours sur la face du cambium tournée

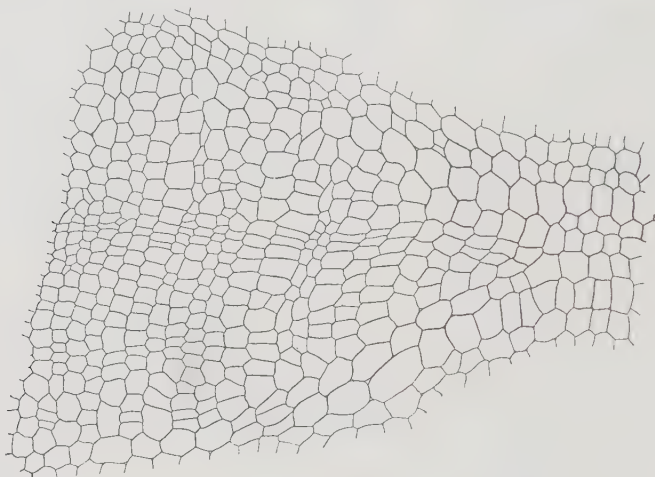


FIG. 95. — Fragment de coupe transversale du parenchyme de dilatation de la racine d'*Iodes liberica*. Ce parenchyme forme un triangle dont le sommet touche à droite au parenchyme normal de la racine. Une zone cambiale est apparue dans la région médiane. ($\times 80$.)

vers le bois le plus proche. Ces faisceaux sont donc analogues aux faisceaux inverses médullaires.

Les racines d'*Iodes* ont donc une structure du même type que celle des tiges :

1° Développement du bois en massifs séparés par des zones larges de parenchyme et continuité de la zone cambiale.

2° Séparation complète des masses ligneuses et développement de parenchyme de dilatation.

3° Apparition de cambium dans le parenchyme de dilatation et développement de faisceaux inverses.

2° *Icacina Mannii* Oliv. — Cette Icacinacée repousse très facilement après avoir été coupée au ras du sol, car elle possède un gros tubercule qui atteint couramment le diamètre de 30 cm et le poids de 4 kg. Il se produit un arbuste buissonnant constitué par de nombreux rameaux attachés à une tige extrêmement courte qui sort à peine du sol. Ces rameaux, à entrenœuds courts (4 à 5 cm), sont couverts d'un rhytidome mince et portent de grandes feuilles normalement développées jusqu'au bourgeon terminal.

D'autres rameaux, les « rameaux chercheurs », naissent sur ces premiers, près de leur base, et sont totalement différents au point de vue morphologique : ils sont volubiles sur une grande longueur, leurs entre-nœuds sont plus longs (10 à 12 cm), et les feuilles sont réduites à des écailles. Ils s'allongent rapidement (1) et ont en peu de temps le même calibre que les autres tiges (3 à 4 mm), mais ils restent entourés par un épiderme. Ces rameaux s'enroulent sur un support quelconque, sur des rameaux voisins ou sur eux-mêmes. Dans ce dernier cas, une certaine longueur de l'extrémité de la tige a un géotropisme positif tandis que le bourgeon garde toujours un géotropisme négatif. Lorsque ces rameaux ont atteint une longueur suffisante, les feuilles de la base se développent, mais les 60 à 100 derniers centimètres vers l'extrémité apicale sont uniquement garnis d'écailles. Si ces rameaux ne trouvent pas un support suffisant, généralement un tronc d'arbre, leur bourgeon terminal meurt rapidement et leur croissance s'arrête.

Sous la forêt, au contraire, les rameaux chercheurs évoluent seuls (2). Ils s'enroulent sur les supports, s'allongent, s'accroissent en épaisseur de la même manière, au début, que ceux produits à la lumière, mais leur évolution se poursuit durant toute la vie de la plante.

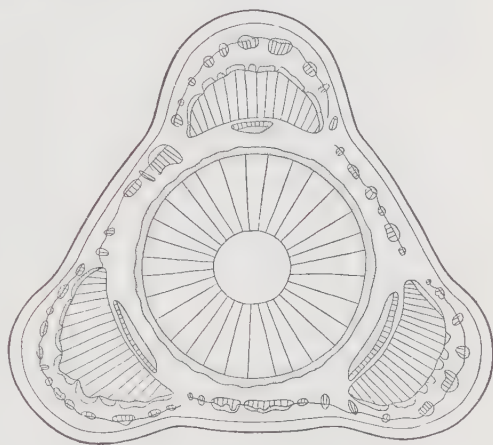


FIG. 96. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 15 mm d'*Icacinia Manii* (Icacinacées).

a. Structure des tiges. —

Toutes les tiges qui ne dépassent pas 4 à 5 mm sont constituées par un anneau libéro-ligneux circulaire dont le bois, très pauvre en parenchyme, a de petits pores. Lorsque ces tiges atteignent 5,5 mm à 6 mm, la richesse en parenchyme du bois augmente beaucoup. Des segments cambiaux apparaissent dans les assises internes du péricycle (3) et donnent naissance à de petits massifs libéro-ligneux isolés. Au cours de la croissance, ces segments cambiaux se réunissent et les massifs deviennent beaucoup plus gros. Ces faisceaux surnuméraires sont souvent au nombre de trois, la tige est alors triangulaire (fig. 96). La tige s'épaissit à la fois par augmentation du diamètre du cylindre libéro-ligneux central et par accroissement radial des massifs surnuméraires. Puis de nouveaux cloisonnements se produisent et différencient de petits

(1) Nous avons mesuré une croissance de 60 cm en douze jours au mois d'août.

(2) Dans ce cas, d'ailleurs, il se produit très peu ou pas du tout de rameaux arbustifs.

(3) Le péricycle est formé extérieurement d'une à deux assises irrégulières de fibres mêlées à des cellules sclérifiées. Cet anneau fibreux est séparé de la zone externe écrasée du liber par une à deux assises de cellules à parois cellulósiques que l'on peut considérer comme la partie interne du péricycle.

massifs libéro-ligneux à trois niveaux différents : entre les premiers formés, à leur extérieur, et, souvent, à leur face interne (faisceaux inverses) (fig. 96). Plus la tige vieillit, plus le nombre des assises cambiales successives augmente (tige de 22 mm, fig. 97). Ces couches cambiales ne sont généralement pas circulaires et la tige est aplatie ou triangulaire. Les faisceaux du premier niveau libéro-ligneux surnuméraire sont volumineux et étalés tangentiellement tandis que, dans les couches suivantes, les faisceaux restent petits (fig. 98) ; ils sont reliés entre eux par le cambium (fig. 99) interrompu seulement en quelques points sur tout le périmètre

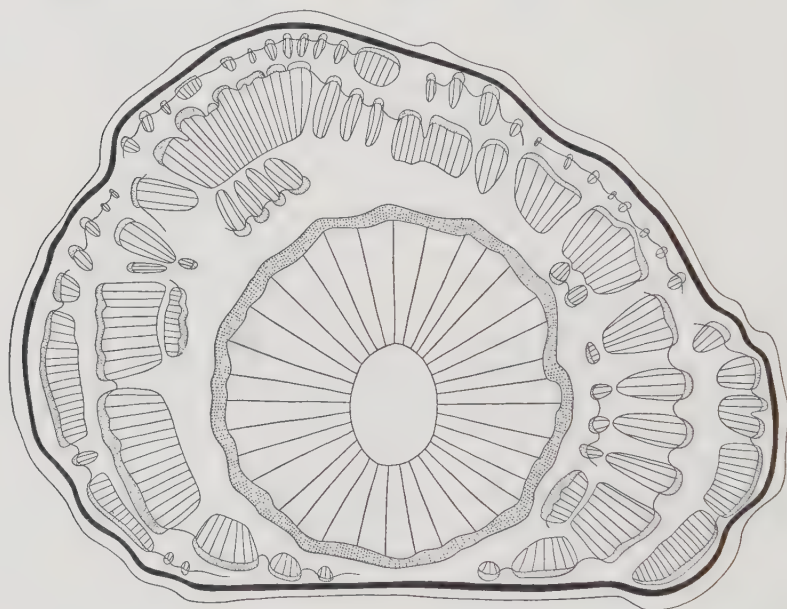


Fig. 97. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 22 mm d'*Icacina Mannii*.

de l'anneau. A chaque niveau, les arcs cambiaux sont donc très longs et au nombre de deux ou trois, mais, dans la tige encore jeune, toutes leurs cellules donnent naissance à du bois et du liber, tandis que, lorsque la tige vieillit, ils ne produisent plus que de petits massifs séparés par du parenchyme secondaire (fig. 99). Les premiers massifs surnuméraires se fragmentent d'ailleurs par hypertrophie et division de cellules de leurs rayons.

Les premiers cloisonnements qui donnent naissance aux faisceaux périaxiaux se manifestent dans les tiges de 5 à 6 mm, c'est-à-dire entre le quarantième et le cinquantième nœud (1), lorsque la tige a une longueur de 2,75 m à 3 m. Cette mesure est prise de l'extrémité apicale du rameau chercheur jusqu'à la base du rameau feuillé qui le porte. Comme ce rameau feuillé est le plus âgé, l'anomalie apparaît d'abord à sa base et elle gagne progressivement vers le rameau chercheur, puis en lui. Les premiers cloi-

(1) Les nœuds sont comptés à partir du bourgeon terminal.

sonnements péricycliques s'éloignent donc de la base à une vitesse égale à celle de la croissance du rameau, ils restent toujours à 40 nœuds au moins du bourgeon terminal. Pendant ce temps, de nouveaux cloisonnements apparaissent à la base.

Les tiges d'*Icacina Mannii* appartiennent donc au type 4 par l'apparition de cambiums successifs et surtout au type 6 par l'existence de faisceaux inverses à divers niveaux.

Chez cette liane, il existe deux sortes de rameaux : les rameaux feuillés sur toute leur longueur et les rameaux volubiles qui prennent naissance sur les premiers. A section égale, les rameaux volubiles, à développement très rapide, ont une moelle plus volumineuse et sont entourés d'un épiderme tandis que les autres rameaux sont déjà recouverts de liège, mais la structure du bois est la même. Les arcs cambiaux surnuméraires apparaissent donc dans les tiges d'une certaine section quel que soit leur port.

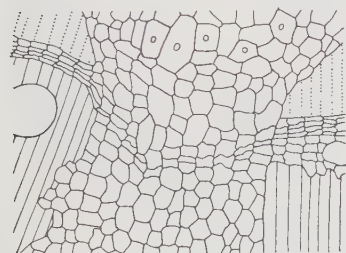


FIG. 99. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Icacina Mannii* montrant la continuité du cambium entre les petits faisceaux périaxiaux. ($\times 100$.)

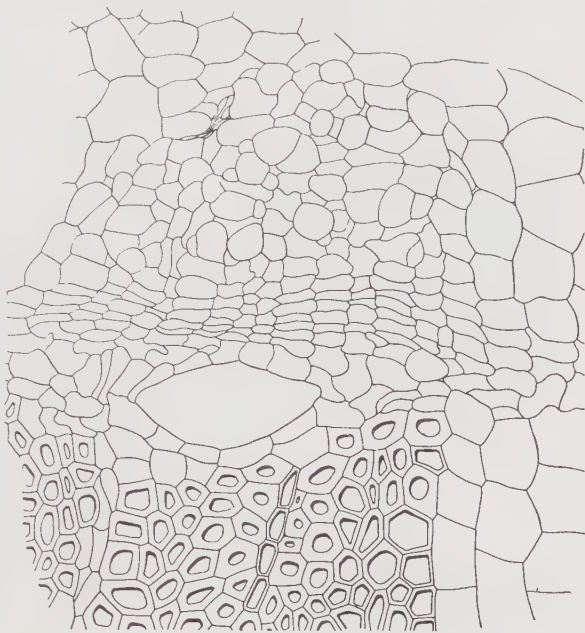


FIG. 98. — Fragment de coupe transversale d'une tige d'*Icacina Mannii* montrant une partie de l'un des faisceaux périaxiaux. Le cambium a donné naissance à un grand vaisseau pas encore lignifié. ($\times 200$.)

b. *Structure des racines.* — Nous avons vu que les *Icacina* avaient un gros tubercule. Des coupes faites dans ce tubercule radical, dans les trois directions de l'espace, ont montré la grande dispersion de très petits massifs libéro-ligneux dans l'énorme masse de parenchyme. Dans ce tubercule, il n'y a pas de niveau privilégié où la vascularisation serait plus abondante.

Au-dessous du tubercule, la racine a 10 mm de section (fig. 100). Elle est entourée de suber. A l'intérieur du parenchyme cortical peu épais, le péri-cycle est formé de petits îlots fibreux très écartés les uns des autres. Ce

péricycle est isolé des faisceaux conducteurs par de nombreuses assises de parenchyme. Les faisceaux séparés dans cette racine étaient réunis au



FIG. 100. — Schéma de la coupe transversale d'une racine de 10 mm d'*Icacina Mannii*.

d'analogies avec la racine d'*Iodes*, quoique cette dernière renferme en plus des faisceaux inverses.

3° *Neostachyanthus occidentalis* Keay et Miège (1). — Cette liane sous-ligneuse volubile a des tiges très grêles (6 à 10 mm au max.). Leur structure est voisine du type 2 (fig. 101).

Dès l'origine des tissus secondaires, cinq arcs ligneux sont privés de vaisseaux. Huit assises de cellules centrifuges se développent ainsi, puis la formation du bois cesse complètement dans ces cinq régions, provoquant l'apparition de cinq sillons dans lesquels le liber continue à se développer. Dans les régions voisines, le bois est produit normalement, il n'a pas tendance à s'étaler en éventail et le sillon reste largement ouvert. Ces sillons libériens sont remplis d'un liber à gros tubes criblés et très riche en fibres, dont nous décrivons l'évolution et la structure à propos de la liane suivante, *Pyrenacantha Mangelotiana* (2).

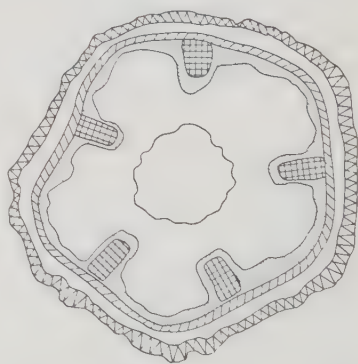


FIG. 101. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 3 mm de *Neostachyanthus occidentalis* (Icacinacées). Les cinq sillons du bois sont garnis de liber très riche en fibres disposées régulièrement (quadrillé).

(1) Nous avons étudié la structure anatomique de cette liane en collaboration avec J. MIÈGE, et elle est citée dans l'article consacré à la description de cette espèce nouvelle (KEAY et MIÈGE, p. 276 à 278).

(2) La structure de ce liber a été signalée par BAILEY et HOWARD chez *Chlamydocarya capitata* Baill. (1941, *Anatomy of the node and internode*, p. 125 à 132, Pl. I).

Comme les tiges de cette liane n'atteignent jamais un gros diamètre, il ne se produit pas d'autres sillons dans les massifs ligneux.

4° *Pyrenacantha Mangenotiana* J. Miège. — Les tiges de cette grosse liane peuvent dépasser 100 mm de diamètre. Contrairement à d'autres lianes du même genre, elles ne sont pas volubiles et ne subissent pas de torsion sur elles-mêmes.

Sur la section transversale (fig. 102), des lignes rayonnantes brunes sont disposées très régulièrement. Cinq de ces sillons remplis de liber et de parenchyme atteignent presque la moelle. A égale distance entre chacun d'eux, cinq autres sillons pénètrent moins profondément, puis dix sillons ont leur base encore plus proche de la surface et ainsi de suite. La largeur de chacun de ces sillons est constante sur toute la profondeur (1).

Dans la jeune tige de 3 mm (fig. 103), les faisceaux primaires sont encerclés par un anneau secondaire complet. Dès l'origine

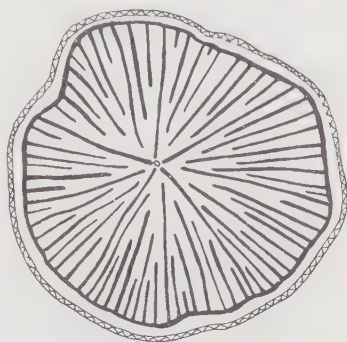


FIG. 102. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 90 mm de *Pyrenacantha mangenotiana* (Icacinacées). Pour la clarté du dessin, le liber est ici représenté en noir.

des formations secondaires, les vaisseaux se différencient en cinq massifs séparés par des zones étroites de fibres trachéides. Le liber correspondant à ces zones est très riche en cellules lignifiées, aux parois moyennement épaisses, dispersées entre les tubes criblés (partie supérieure de la fig. 104). A la périphérie de ces cinq zones privées de vaisseaux, les segments cambiaux correspondants ont déjà cessé de donner naissance à du bois dans le rameau de 3 mm (2). Il se produit ainsi cinq petites cuvettes dans lesquelles le liber se différencie plus activement que dans les

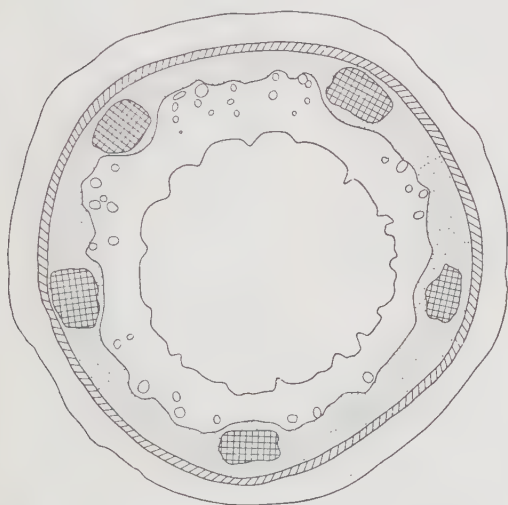


FIG. 103. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 3 mm. de *Pyrenacantha Mangenotiana*.

(1) Nous avons déjà indiqué rapidement cette structure dans l'article fait par J. MIÈGE pour la description de cette espèce nouvelle (MIÈGE, 1955, p. 10).

(2) L'anomalie est du type 2. Mais la différenciation des tissus ne cesse pas totalement sur la face interne du cambium qui produit très lentement quelques assises de parenchyme centrifuge au fond du sillon.

régions voisines. Le liber entre les cuvettes est privé de fibres (fig. 105).

Dès l'apparition de l'anomalie, le liber formé dans les cuvettes change d'aspect par suite de l'augmentation considérable du calibre des tubes criblés (partie inférieure de la fig. 104). Les cellules lignifiées, mêlées dès l'origine aux tubes criblés de ces régions, sont plus nombreuses et disposées très régulièrement en files radiales (fig. 106) : ce sont des cellules de parenchyme lignifié, des fibres libériennes très allongées

(plusieurs millimètres) et des rayons étroits, lignifiés au contact des cellules lignifiées, généralement cellulodiques au voisinage des tubes criblés. Dans ce liber, les autres cellules à parois cellulodiques sont les tubes criblés, leurs cellules compagnes et quelques cellules de parenchyme. Les parois transversales des tubes criblés sont très obliques et très longues ($340\ \mu$), elles sont constituées par trente à trente-cinq plages criblées disposées en ligne. Les tubes criblés ont une structure étagée.

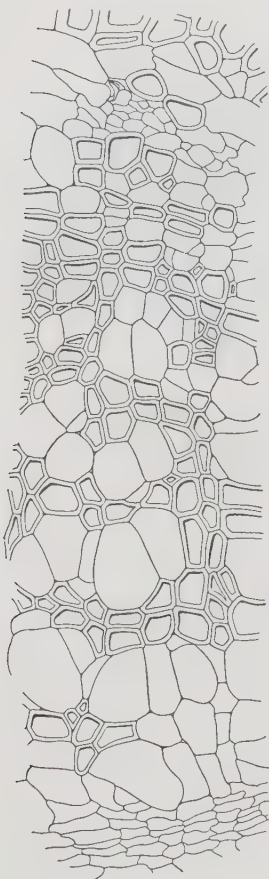


FIG. 104.

FIG. 104. — Fragment de coupe transversale du liber d'un sillon d'une tige jeune de *Pyrenacantha Mangelotiana*. Le péricycle fibreux est séparé du phloème par une assise cellulodique. Au-dessous, le liber est formé de tubes criblés mêlés à de nombreuses fibres. Le calibre des tubes criblés augmente progressivement au voisinage du cambium (en bas). ($\times 400$.)

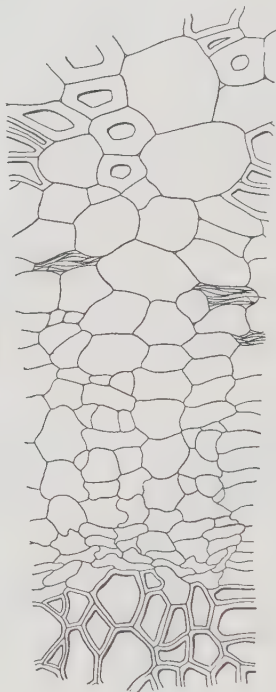


FIG. 105.

FIG. 105. — Fragment de coupe transversale de tige de *Pyrenacantha Mangelotiana* montrant le liber produit entre les sillons. ($\times 500$.)

cinq segments cambiaux à fonctionnement unilatéral. Ces fragments cambiaux anormaux restent au fond des cuvettes remplies de liber qui se transforment en sillons de plus en plus profonds à bords parallèles. À l'intérieur de ces cuvettes, le liber se différencie aussi rapidement que l'ensemble bois-

L'accroissement en épaisseur de la tige se fait grâce à l'activité du cambium resté normal qui produit du bois et du liber entre les cuvettes. Cet accroissement radial du bois entraîne un isolement complet des

liber voisin. Les nouvelles formations repoussent donc constamment le liber plus ancien vers l'ouverture du sillon, il ne peut alors y avoir continuité entre ce liber et le bois latéral. En effet, les parois du sillon sont tapissées d'un parenchyme à cellules disposées en tous sens et souvent déchirées qui servent, en quelque sorte, de tampon entre le liber à glissement centrifuge et le bois fixe. Ce parenchyme est dû à une multiplication désordonnée des cellules des rayons qui bordent le liber.

Au cours de la croissance, de nouveaux segments cambiaux cessent de former du bois au contact des sillons. Il se produit ainsi des paliers successifs

sur les bords de chaque sillon (fig. 107). Mais l'étalement du bois voisin rapproche immédiatement les bords du sillon, il s'ensuit une compression du parenchyme-tampon et le sillon garde une largeur constante à travers toute l'épaisseur de la tige. Dans chaque sillon, ce parenchyme-tampon sépare le liber central du liber formé par les paliers successifs et isole du bois le liber marginal.

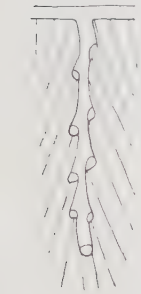


FIG. 107. — Schéma de la coupe transversale d'un sillon de *Pyrenacantha Mangenotiana* montrant les paliers successifs garnis chacun d'un petit massif de liber récent et l'orientation des cellules lignifiées qui rapprochent constamment les bords du sillon. (x 2.)

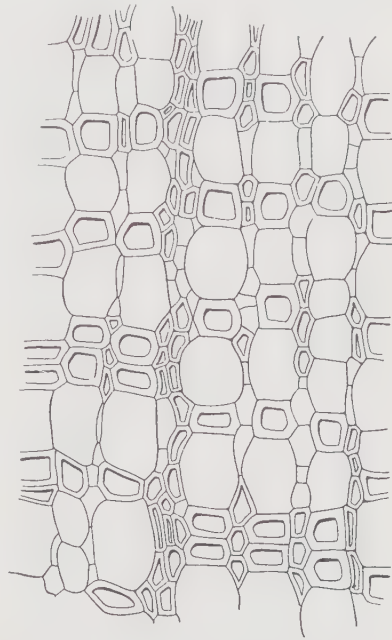


FIG. 106. — Fragment de coupe transversale du liber d'un sillon de tige adulte de *Pyrenacantha Mangenotiana*. Les tubes criblés, d'un très gros calibre, sont entourés de cellules de parenchyme et de fibres formant un quadrillage régulier. (x 175.)

Le liber des cuvettes de *Pyrenacantha* a un aspect caractéristique (1) dû aux nombreux tubes criblés d'un gros calibre, aux cellules lignifiées dont les membranes ont la même épaisseur que celles du bois, et à la disposition très régulière de tous ces éléments en rangées radiales (fig. 106). Seul, le liber récent ne possède pas encore de cellules lignifiées. La structure du liber normal, entre les cuvettes, ne se modifie pas : tubes criblés de très petit diamètre, cellules de parenchyme et des rayons entièrement cellulodiques.

Après un certain accroissement en épaisseur de la tige, cinq nouveaux sillons apparaissent sur la bissectrice des angles formés par les cinq premiers. Plus tard, chaque arc cambial normal abandonne

(1) Nous avons vu que le liber de *Neostachyantus* avait la même structure.

un fragment médian au fond d'un nouveau sillon en formation, et le phénomène se reproduit indéfiniment au cours de l'épaississement de la tige.

Lorsque la tige a atteint environ 20 mm de section, les quelques assises fibreuses secondaires, interposées entre le fond des cinq premiers sillons et la moelle, se disloquent. Les cellules des rayons en contact avec la fente donnent naissance à du parenchyme tangentiel qui éloigne les uns des autres les cinq massifs ligneux et établit une liaison cellulosique entre le parenchyme sous-cambial du fond des sillons et la moelle.

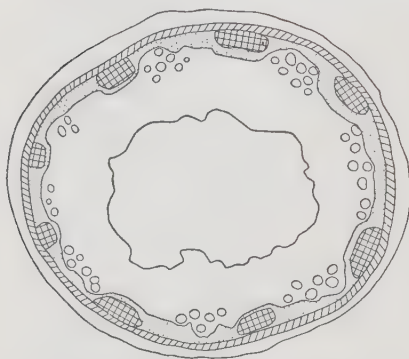


FIG. 108. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 5 mm de *Pyrenacantha Klaineana*.

ligneux qui conduit à l'isolement des cinq massif ligneux sans autre conséquence pour la structure des tiges.

5° *Pyrenacantha Klaineana*. — Dans les premières formations secondaires, les vaisseaux sont groupés en huit massifs. Entre eux, il se produit huit sillons remplis de liber (fig. 108). L'évolution de la structure est la même que celle décrite pour les espèces précédentes. Les tubes criblés sont les seules cellules à membrane cellulosique du liber des sillons.

6° *Pyrenacantha* sp. (1). — Cette liane sous-ligneuse volubile a une structure analogue aux jeunes tiges de l'espèce précédente. Mais les premiers sillons apparaissent seulement au nombre de trois (fig. 109). Trois



FIG. 109. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 5,5 mm de *Pyrenacantha* sp. Le liber riche en fibres est bordé de zones radiales de parenchyme tampon.

(1) D'après les échantillons examinés tant au point de vue systématique par J. MIEGE, qu'au point de vue anatomique, ce *Pyrenacantha*, qui provient d'Issia, en Côte-d'Ivoire, semble confondu avec celui rapporté de Boukoko (Moyen Congo), par le R. P. TISSERANT, et qui figure dans son herbier au Muséum National d'Histoire Naturelle, sous le n° 1023.

autres sillons se produisent ensuite tandis que des paliers élargissent les premiers, et, dans cette espèce, l'évolution n'est pas poussée plus loin.

Les premiers sillons libériens apparaissent aussitôt après la formation de deux ou trois assises secondaires. L'anneau ligneux, qui entoure la moelle, est plus épais, car les cellules médullaires se sont lignifiées entre les pôles ligneux.

L'apparition et l'évolution des sillons sont les mêmes que chez *P. Mangenotiana*. Trois arcs cambiaux cessent de produire du bois, mais différencient du liber à la même vitesse que le cambium voisin produit bois et liber. Les sillons se remplissent donc de liber et les cellules les plus externes de ce liber sont très proches de la circonférence pérycyclique (1).

Chez ce *Pyrenacantha*, le liber renferme encore plus de cellules lignifiées que dans l'espèce précédente : ici, les tubes criblés sont les seuls éléments cellulotiques (fig. 110).

Le fond des sillons libériens est tapissé par l'arc cambial abandonné par la zone génératrice. Au-dessus de ce cambium, quelques assises de liber, formées récemment, ne sont pas encore lignifiées. Elles sont surmontées par le liber, très riche en cellules ligneuses.

Il est intéressant de suivre l'évolution d'une cellule libérienne formée, par exemple, lorsque le sillon est encore très peu profond, et l'évolution parallèle d'une cellule ligneuse du bord du sillon. La cellule libérienne est d'abord cellulotique, puis elle se lignifie, si elle n'est pas tube criblé. Le segment cambial donnant continuellement naissance à de nouvelles cellules libériennes, cette cellule est repoussée vers l'extérieur. Pendant ce même temps, le cambium normal a continué à fonctionner en donnant bois et liber. La cellule ligneuse, que nous avons repérée au voisinage du sillon,

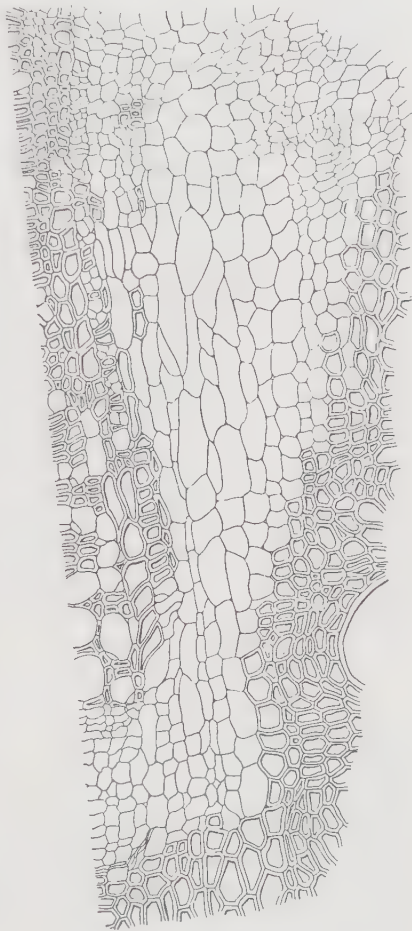


FIG. 110. — Fragment de coupe transversale de la tige de *Pyrenacantha* sp. montrant le parenchyme tampon entre le liber (à gauche) et la paroi lignifiée du sillon (à droite). ($\times 175$.)

(1) Comme il ne s'est différencié que deux ou trois assises de cellules secondaires avant l'apparition des sillons, le liber extérieur au liber des sillons est très peu épais et le liber à fibres ligneuses du sillon est presque en contact avec les fibres pérycycliques.

n'a pas changé de place, mais le cambium l'a recouverte par un nombre croissant d'autres cellules ligneuses. La cellule libérienne s'éloigne donc constamment de la cellule ligneuse formée à la même époque. Comment

peut alors être maintenue la continuité entre le bois et les sillons libériens voisins ?

Ce phénomène, que nous expliquions difficilement pour l'espèce précédente, devient ici très clair, car la masse libérienne des sillons est séparée de la paroi lignifiée par une large zone de parenchyme dont il est facile d'observer le rôle. Ces cellules de parenchyme, qui proviennent de la multiplication désordonnée d'un rayon, ne sont plus en relation avec aucune partie de la zone cambiale. Elles sont en contact à la fois avec les cellules du liber et celles du bois et, par leur multiplication anarchique, maintiennent constamment ce contact (fig. 110).

Ce *Pyrenacantha* appartient au deuxième type d'anomalies accompagné des modifications propres aux *Pyrenacantha*.

En résumé, l'aspect général des sections de tiges de *Pyrenacantha* les fait rattacher au deuxième groupe structural (type *Salacia bipindensis*), mais il existe quelques divergences dues aux caractères suivants des *Pyrenacantha* :

1° Les sillons ont une disposition rayonnée très régulière ;
2° Leur largeur est constante malgré l'arrêt d'activité des segments cambiaux successifs ;

3° Le liber des sillons est très riche en cellules lignifiées ;

4° Les tubes criblés, d'un gros calibre, sont disposés, ainsi que les

FIG. 111. —
Tiges de *Rhaphiostylis beninensis* (Icacinacées).
($\times 1/3$.)

cellules lignifiées, en files radiales très régulières ;

5° L'accroissement de ce liber se fait de façon continue, alors que, chez *Salacia bipindensis*, l'activité cambiale cesse complètement au bout d'un certain temps.

7° *Rhaphiostylis beninensis* Planch. — Cette liane volubile se tord sur elle-même ou s'enroule autour d'un support (fig. 111). Ses tiges gardent toujours un diamètre faible. La tige de 22 mm de section est constituée par

cinq anneaux libéro-ligneux concentriques. Chaque anneau est composé de faisceaux isolés, séparés par des rayons larges. Les cambiums successifs apparaissent à l'intérieur du péri-cycle. Les circonférences cambiales



FIG. 112. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 22 mm de *Rhaphiostylis beninensis*.

ne sont pas toujours complètes et les anneaux libériens sont traversés par le bois (fig. 112).

Cette liane appartient donc au quatrième type structural avec une modification due à la division des faisceaux conducteurs par des rayons larges.

8° *Rhaphiostylia cordifolia* Hutch. et Dalz. — Cette espèce a le même port et la même structure que l'espèce précédente, mais sa tige peut atteindre un gros diamètre. Le rameau de 23 mm est formé par quatre anneaux libéro-ligneux irréguliers (fig. 113).

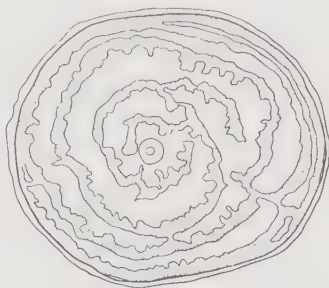


FIG 113. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 23 mm de *Rhaphiostylis cordifolia*.

9° *Rhaphiostylis ferruginea* Engl. — La structure est aussi la même dans cette espèce, mais les anneaux sont un peu plus réguliers et les rayons moins larges (fig. 114). Le septième anneau libéro-ligneux apparaît dans la tige de 50 mm.

Un autre *Rhaphiostylis*, qui n'a pu être déterminé, a des tiges très épaisses, qui peuvent atteindre 400 mm. La tige de 80 mm est formée par dix anneaux libéro-ligneux.

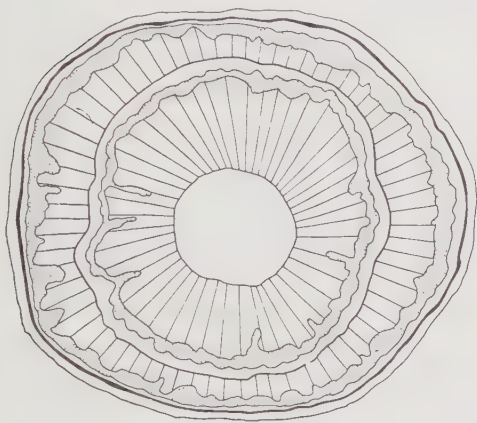


FIG. 114. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 15 mm de *Rhaphiostylis ferruginea*.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Dans cette famille, nous avons trouvé des structures appartenant aux deuxième, quatrième, cinquième et sixième types d'anomalies. Mais, dans chaque cas, il s'agit de modifications du type (1) : les *Pyrenacantha* ont des sillons plus réguliers que ceux de *Salacia bipindensis* et dans lesquels la croissance du liber est continue ; les anneaux libéro-ligneux successifs des *Rhaphiostylis* sont formés par des faisceaux isolés ; chez *Icacina*, les faisceaux de ces anneaux concentriques sont très écartés l'un de l'autre.

La famille n'est donc pas homogène au point de vue des structures anormales.

(1) Il faut faire une exception pour l'*Iodes*, qui est la plante choisie comme type pour la cinquième famille des structures.

10° *Sapindacées.*

I. — HISTORIQUE.

Nous avons vu que divers auteurs s'étaient intéressés aux structures anormales des Sapindacées. Ils n'ont pas seulement reconnu les « tiges à faisceaux périphériques » du type du *Paullinia* que nous avons étudié, mais ont aussi constaté la présence d'autres anomalies d'aspect voisin.

La « masse ligneuse composée », que nous avons appelée « tiges à faisceaux périphériques » (1), existe chez des *Serjania* et des *Paullinia*.

La « masse ligneuse divisée », semblable à la précédente, mais dans laquelle le faisceau central est absent et les moelles des faisceaux périphériques communiquent entre elles, est seulement connue chez *Serjania corrugata* Radlk.

Dans la « masse ligneuse cordée », la croissance est normale pendant quelques années, puis des cambiums surnuméraires apparaissent à la périphérie et donnent de nouveaux massifs libéro-ligneux qui ont leur moelle propre. Cette structure existe chez *Thouinia* et quelques *Paullinia*.

La « masse ligneuse fendue » est caractérisée par une structure normale à l'origine, mais sillonnée superficiellement ; plus tard, le bois se déchire complètement en plusieurs massifs. Elle se manifeste chez *Serjania* et *Urvillea*.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Comme Sapindacée liane, nous avons eu l'occasion d'étudier uniquement *Paullinia pinnata*, liane à vrilles dont nous décrivons les tiges et l'évolution de leur structure comme type des « tiges à faisceaux périphériques » (fig. 54 à 61).

11° *Ampélidacées.*

I. — HISTORIQUE.

Chez les Ampélidacées et, en particulier, les *Cissus*, différents auteurs ont cité le décentrement de la moelle et l'aplatissement de la tige (CRUGER, 1850 ; d'ARBAUMONT, 1881 ; JUMELLE, 1897).

D'ARBAUMONT observe les tiges de nombreuses Ampélidacées et pense être le premier à décrire le bois à inclusions de tissu mou. Mais NETTO (1866) avait déjà indiqué la présence de parenchyme dans le bois de *Cissus hydrophora*.

Chez *Cissus Gongylodes*, certaines extrémités de tiges se terminent en

(1) Massifs libéro-ligneux groupés autour d'un massif central, chacun possédant sa moelle et son cambium individuel.

tubercules. JUMELLE démontre que ces tubercules correspondent à des tiges dont les formations ligneuses ont atteint un grand développement et sont très riches en parenchyme cellulosique : les vaisseaux et les quelques cellules qui les entourent sont les seuls éléments lignifiés. L'anneau lignifié du centre est composé de plusieurs arcs qui, d'après lui, ont apparu isolés les uns des autres.

SCHENCK et SOLEREDER citent la présence d'anneaux concentriques de faisceaux isolés chez des *Cissus* et chez *Tetrastigma scariosum*.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Sur les bords ensoleillés des routes de la forêt hygrophile, divers *Cissus* s'accrochent aux arbres par leurs vrilles. Leurs tiges souples et généralement de faible diamètre font penser à des plantes herbacées grimpantes ; toutefois, la présence de formations secondaires assez épaisses nous les fait classer parmi les lianes sous-ligneuses.

Les *Cissus* sont les seules Ampélidacées à structure anormale que nous ayons récoltées en Côte-d'Ivoire. Ils ont tous une croissance anormale du type 1 (tiges aplaties).

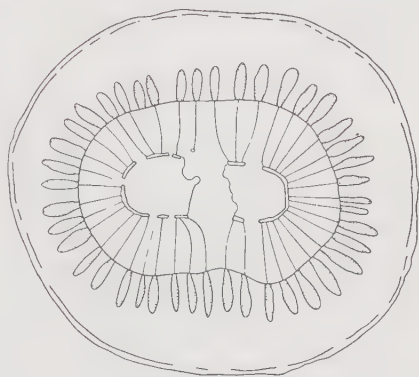


FIG. 115. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 20 mm × 23 mm de *Cissus aralioides* (Ampélidacées). L'anneau ligneux axial est déchiré en plusieurs arcs. Le bois périaxial est presque entièrement cellulosique.

1° *Cissus aralioides* Planch. — Cette espèce est celle dont les tiges atteignent le plus fort diamètre (25 mm à 30 mm). Elles ont une section subcirculaire à ovale (fig. 115). Elles sont composées d'entre-nœuds renflés, rétrécis aux nœuds et paraissant tubérisés.

Quoique ces tiges soient les plus épaisses dans le genre *Cissus*, ce sont aussi les moins lignifiées et la coupe transversale d'une tige âgée (fig. 115) a de grandes analogies avec le dessin donné par JUMELLE pour le tubercule de *Cissus Gongylodes* (1).

Dans la très jeune tige de *Cissus aralioides* (tige de 3,5 mm, fig. 116), le parenchyme cortical contient un anneau presque continu de collenchyme angulaire. Le péricycle est formé par des îlots fibreux encore cellulosiques. Chacun de ces îlots est superposé à un massif criblé. Entre ces massifs criblés et les vaisseaux primaires qui leur correspondent, la zone cambiale a produit :

1. Les tubes criblés secondaires en face de chacun des îlots fibreux péricycliques ;

(1) JUMELLE, 1897, p. 144, fig. 46.

2. Quatre ou cinq assises de fibres et quelques gros vaisseaux sur les deux plus longues faces de la moelle à section rectangulaire.

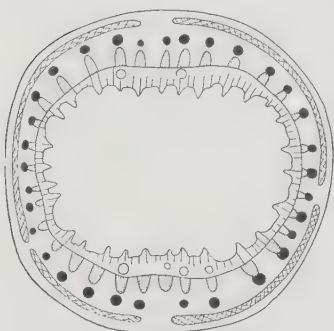


FIG. 116. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 3,5 mm de *Cissus aralioides*. Des vaisseaux commencent à se développer sur deux faces.

Entre les massifs de liber, et jusqu'à l'anneau de collenchyme, de très grosses poches à mucilage sont séparées par des cellules bourrées de grains d'amidon.

Dans les tiges plus âgées (tige de 7 mm $\times$ 8,5 mm, fig. 117), l'anneau de collenchyme s'est brisé en massifs séparés par du parenchyme ; les îlots de fibres péri-cycliques sont lignifiés. Les vaisseaux continuent à se différencier uniquement sur les deux faces où ils sont apparus. Au-delà de l'anneau ligneux, constitué par cinq à six assises de cellules, seuls les vaisseaux et la gaine de fibres immédiatement à leur contact sont lignifiés ; entre eux, des rayons très larges sont bourrés de grains d'amidon et renferment, du côté du liber, des poches à raphides d'oxalate.

Au cours de la croissance, il ne se produit même plus de vaisseaux : la face interne de l'anneau cambial continu donne naissance uniquement à des tissus cellulosiques (fig. 117). Sur la face externe du cambium, le liber se développe plus rapidement en face des deux grands côtés de la moelle et une plus grande quantité de parenchyme et de poches à mucilage se mêlent au liber ancien, de sorte que le grand axe de la section transversale de la tige (fig. 117) devient perpendiculaire au précédent (fig. 116).

Dans une tige de 14 mm $\times$ 16 mm, l'anneau ligneux s'est scindé en quatre points et les cellules de rayons superposées à ces points se sont allongées tangentiellement, éloignant les uns des autres les fragments de l'anneau. Ce phénomène de scission du bois et de développement du parenchyme tangentiel est le même que celui observé dans le cas de l'*Iodes*.

Mais nous ne pouvons admettre ici, comme cause de la fragmentation, ni l'augmentation de volume de la moelle, ni même la dissymétrie du bois,

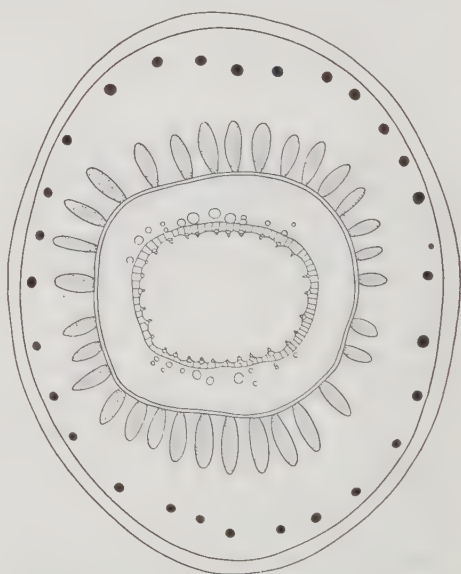


FIG. 117. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 7 mm $\times$ 8,5 mm de *Cissus aralioides*. L'anneau de bois axial est entier. Dans le bois périaxial, les vaisseaux sont les seuls éléments lignifiés.

car elle existe, mais paraît de peu d'importance étant donné la très faible lignification. Cette déchirure de l'anneau ligneux est donc un phénomène propre aux tissus qui peut être légèrement aidé par des causes mécaniques externes dues au balancement des tiges.

Dans la tige de 20 mm $\times$ 23 mm (fig. 115), l'anneau ligneux s'est brisé en de nombreux petits arcs. La moelle est séparée en deux par du parenchyme apparu récemment et dont les petites cellules se distinguent nettement des cellules médullaires.

A partir d'un certain âge, les tiges de cette liane sont donc renflées et leur grande richesse en tissus cellulodiques leur donne une structure voisine de celle de tubercules.

2° *Cissus Barteri* Planch. — Les tiges adultes de ce *Cissus* sont aplaties et ne dépassent guère 5,5 mm $\times$ 11 mm (fig. 118). Les deux ou trois premières assises secondaires qui se forment au-dessus des faisceaux pri-

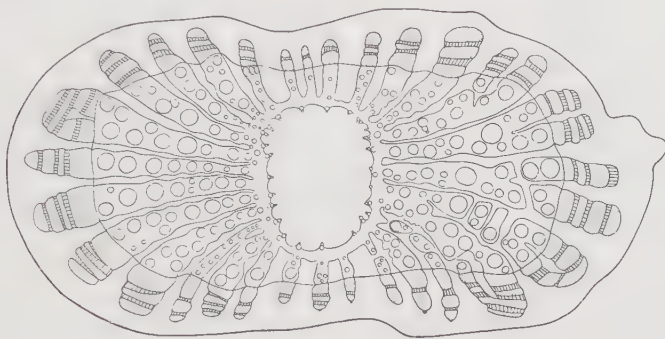


FIG. 118. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 5,5 mm $\times$ 11 mm de *Cissus Barteri*.

maires sont lignifiées. Puis le bois se différencie à l'état de faisceaux isolés correspondant aux pôles primaires et séparés par des rayons cellulodiques larges (fig. 119). Chacun de ces massifs ligneux est constitué par de gros vaisseaux entourés de quelques couches de cellules lignifiées. Au-dessus de ce bois, la zone cambiale est continue et a donné naissance à des massifs libériens isolés les uns des autres. Chacun de ces massifs est coiffé par un îlot de fibres péricycliques. L'écorce est riche en grande cellules à mucilage (1). L'anneau de collenchyme, primitivement continu, est déjà scindé en plusieurs arcs dans la tige de 3,5 mm $\times$ 4 mm (fig. 119). La moelle cellulodique a une section rectangulaire.

Au cours du vieillissement de la tige, les formations ligneuses secondaires apparues au-dessus des deux grands côtés du rectangle médullaire se développent beaucoup plus rapidement que les autres et ont de plus gros

(1) Les cellules à raphides et à mucilages, plus ou moins grosses, sont présentes dans toutes les espèces, nous ne les citerons pas chaque fois.

vaisseaux. Sur ces mêmes faces, le liber est aussi plus abondant. La tige s'aplatit donc.

La section de la tige âgée (fig. 118) est ainsi très aplatie et déprimée en face des deux petits côtés de la moelle. En ces deux régions opposées, elle

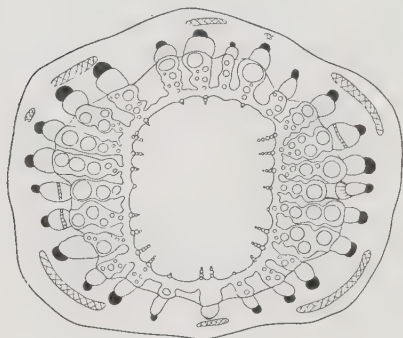


FIG. 119. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 3,5 mm $\times$ 4 mm de *Cissus Barteri*.

Sa moelle cellulosique rectangulaire est entourée par les vaisseaux primaires recouverts par une bande lignifiée continue très peu épaisse. Au-dessus de chaque faisceau primaire, le bois et le liber se sont développés en faisceaux isolés, séparés par de larges rayons secondaires. Le cambium est continu mais a produit beaucoup plus activement les tissus secondaires le long des deux grands côtés de la moelle, ce qui a entraîné l'aplatissement de la tige. Dans cette espèce, l'anneau ligneux pérимédullaire ne se brise pas.

3^e *Cissus petiolata* Hook. —

Les jeunes tiges de cette espèce ont une section presque carrée et leurs angles sont soulignés par des ailes subérifiées (tige de 6 mm $\times$ 7 mm, fig. 120). La moelle, à section carrée, est entourée par une zone lignifiée dans laquelle les vaisseaux se sont principalement développés aux quatre angles. Au-dessus de ces zones vascularisées, les massifs libériens sont aussi plus allongés radialement que dans

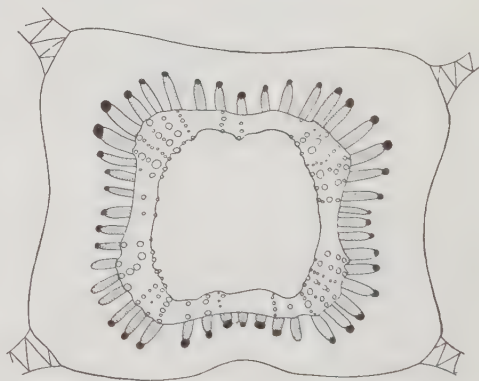


FIG. 120. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 6 mm $\times$ 7 mm de *Cissus petiolata*. Les quatre angles de la tige sont garnis d'ailes subérifiées.

(1) Ces fibres existent chez *C. Barteri*, *C. petiolata*, *C. polyantha* ; elles sont absentes chez *C. aralioides* et *C. Afzelii*.

les zones voisines. Comme chez les autres *Cissus*, les vaisseaux et les massifs libériens sont disposés en lignes radiales au-dessus des pôles vasculaires primaires. Chaque massif libérien est accompagné d'un îlot de fibres péricycliques. Le parenchyme cortical est un peu plus développé dans les angles de la tige que sur ses faces plates.

Par la suite, l'évolution est la même que chez les autres *Cissus* : le bois se développe plus rapidement sur deux faces et la tige s'aplatit. La lignification est moins importante que dans l'espèce précédente et les vaisseaux entourés de leur gaine mince de cellules lignifiées sont moins nettement groupés en faisceaux isolés. La séparation des faisceaux est nette dans le liber.

Dans la grosse tige de 12 mm $\times$ 17 mm (fig. 121), l'anneau ligneux pérимédullaire s'est fragmenté, mais les petits arcs s'éloignent peu l'un de l'autre. Cette tige possède, à chaque angle, une grande aile subérifiée de 13 mm, fixée au parenchyme cortical par un arc de cellules subérifiées.



FIG. 121. — Schéma d'un fragment de coupe transversale d'un angle de la tige de 12 mm $\times$ 17 mm de *Cissus petiolata* ($\times 9$).

4° *Cissus polyantha* Gilg et Brandt. —

La jeune tige est bâtie autour d'une moelle circulaire. Puis les tissus secondaires se

développent plus rapidement sur deux faces et la tige s'aplatit.

Dans la tige de 5 mm $\times$ 5,5 mm (fig. 122), l'anneau centrifuge secondaire est entièrement lignifié, y compris les rayons médullaires interfasciculaires. La tige s'accroît en s'aplatissant de plus en plus et les rayons médullaires deviennent rapidement cellulodiques.

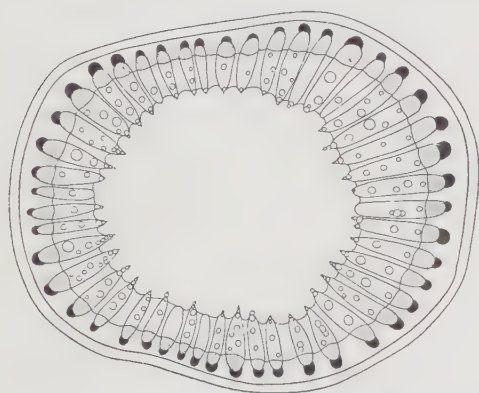


FIG. 122. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 5 mm $\times$ 5,5 mm de *Cissus polyantha*.

La tige adulte de 9 mm $\times$ 15 mm (fig. 123) a un aspect analogue aux autres tiges de *Cissus*. Elle en diffère, cependant, par un plus grand nombre d'assises lignifiées autour de la moelle circulaire et par une section nettement en 8 due à un

développement presque nul des faisceaux médians de la face aplatie de la tige.

5° *Cissus Afzelii* Gilg et Brandt. — Les tiges que nous avons récoltées de ce *Cissus* sont très grêles : les plus grosses ont 1 mm $\times$ 3 mm. Elles ont cependant atteint un degré de développement beaucoup plus avancé que les tiges de même calibre des autres espèces et nous ne les considérons pas comme des tiges herbacées.

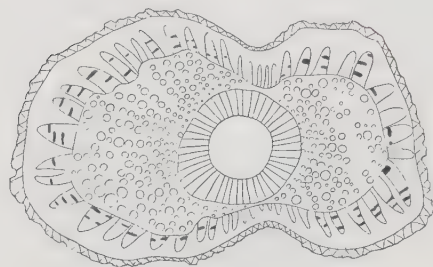


FIG. 123. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 9 mm $\times$ 15 mm de *Cissus polyantha*. L'anneau de bois axial est épais.

Le jeune rameau (1 mm, fig. 124) a une section rectangulaire. Au-dessus des pôles primaires, trois ou quatre assises secondaires se sont développées et les petits massifs libériens sont séparés les uns des autres et coiffés par les îlots de fibres péri-cycliques. Le liège commence déjà à apparaître.

Dans la tige plus âgée (1 mm $\times$ 3 mm, fig. 125), cinq à six assises lignifiées secondaires entourent complètement la moelle. Sur deux faces opposées, le cambium a donné naissance à deux ailes de bois à gros vaisseaux disposés en faisceaux recouverts par le liber et séparés par des rayons celluliques. Sur les deux

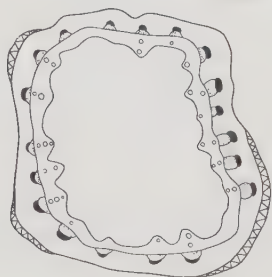


FIG. 124. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 1 mm de *Cissus Afzelii*.

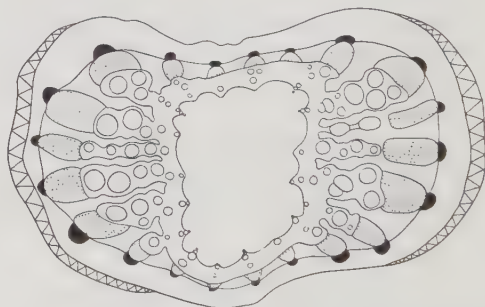


FIG. 125. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 1 mm $\times$ 3 mm de *Cissus Afzelii*.

autres faces, le cambium a complètement cessé de fonctionner. La tige est donc aplatie.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Dans le genre *Cissus*, la structure est donc uniforme : le bois et le liber se développent beaucoup plus rapidement sur deux faces de la moelle, ce qui produit généralement un aplatissement de la tige. Les faisceaux libéro-ligneux restent constamment isolés par des rayons larges parfois lignifiés dans les très jeunes tiges, toujours celluliques par la suite.

Le degré de lignification des faisceaux du bois est plus ou moins impor-

tant suivant les espèces. Il est très faible chez *Cissus aralioides* où les vaisseaux sont seuls lignifiés et ne se différencient qu'au début de la croissance. Ces tiges, particulièrement riches en parenchyme, sont celles qui atteignent le plus gros diamètre et leur structure a de grandes analogies avec celle d'un tubercule.

Dans deux espèces (*C. aralioides* et *C. petiolata*), il se produit une fragmentation du bois à la suite du développement tangentiel de quelques rayons. Ces déchirures du bois, visibles surtout au niveau de l'anneau ligneux périmédullaire, atteignent un grand développement chez *C. aralioides*. JUMELLE (1897) avait observé cette séparation de l'anneau ligneux dans les tubercules de *Cissus Gongylodes*, mais n'avait pas pensé qu'il s'agissait d'une fragmentation tardive du bois.

Toutes les tiges de ces *Cissus* appartiennent donc à notre première catégorie de structures anormales avec une modification due aux rayons larges cellulotiques. Les tiges âgées de deux espèces s'approchent du cinquième groupe de structures par le fractionnement du bois.

12° Passifloracées.

I. — HISTORIQUE.

Nous n'avons trouvé, dans la littérature, aucune citation de structure anormale chez les Passifloracées.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les Passifloracées lianescentes sont souvent considérées comme des plantes herbacées grimpantes munies de vrilles (1). Les *Passiflora*, *Passiflora fœtida*, par exemple, sont, en effet, herbacées ; mais la grosseur de certaines tiges d'*Adenia* (50 mm) nous les fait classer parmi les lianes ligneuses.

Certains *Adenia* ont une structure normale, même dans les plus grosses tiges. Leur bois est très riche en parenchyme resté cellulotique, mais leur cambium est constamment circulaire. Dans d'autres espèces, la croissance en épaisseur est totalement anormale.

1° *Lianes à structure normale.* — a. *Adenia lobata* Engl. — Les tiges de cette liane s'allongent sur de grandes longueurs dans les forêts secondaires, elles se fixent aux troncs et aux branches par leurs vrilles, et leur feuillage abondant retombe en draperies sur les bords des chemins clairs.

Toutes les tiges sont vertes, car même les plus grosses ne sont pas couvertes de liège. Elles sont garnies extérieurement d'excroissances paren-

(1) HETCHINSON (J.) et DALZIEL (J. M.), *Flora of West tropical Africa*, Londres, 1927, p. 169 et suivantes.

chymateuses. Ces tubercules longs de 2 à 4 mm, qui font saillie à la surface, sont groupés en rangées longitudinales qui correspondent aux côtes externes des tiges dont le bois est approximativement cylindrique.

b. *Adenia Kontiensis* A. Chev. — Cette espèce a été longtemps confondue avec la précédente. Elle s'en distingue, cependant, pour ce qui nous intéresse, par des tubercules sur la tige, moins nombreux, plus gros et plus arrondis.

2° *Adenia Cissampeloides* Harms. — Le port de cet autre *Adenia* est le même que celui des précédents. Mais l'aspect de ses tiges est très différent, car elles ne portent pas de nodules et l'épiderme, visible chez les jeunes

rameaux et les feuilles, a une couleur vert cendré. Les tiges âgées sont couvertes de liège et sont beige clair.

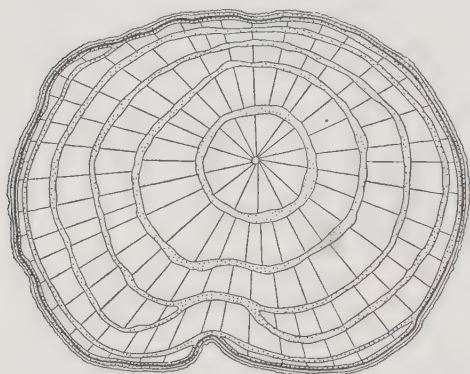


FIG. 126. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 50 mm d'*Adenia cissampeloides* (Passifloracées).

a. *Structure de la tige.* — La section transversale d'une tige subérifiée, de 50 mm, par exemple, révèle cinq anneaux libéro-ligneux concentriques complets et un sixième en formation (fig. 126). La structure de cette tige appartient donc typiquement au quatrième groupe d'anomalies.

La jeune tige de 3 mm est constituée par un anneau libéro-ligneux de faisceaux isolés. Les

rayons larges interfasciculaires sont lignifiés au niveau du bois. Chaque massif libérien est séparé de la calotte de fibres péri-cycliques, qui lui correspond, par le tissu criblé primaire écrasé et une à deux assises de cellules de parenchyme. L'écorce est composée de deux tissus d'épaisseur égale : le parenchyme et le collenchyme. Ce dernier est recouvert par l'épiderme.

Aussitôt après le développement des premières assises secondaires, les rayons interfasciculaires ne se lignifient plus et le parenchyme ligneux reste cellulosique au sein des faisceaux.

Dans la tige plus âgée (11 mm), l'anneau de bois s'est bien développé, les vaisseaux ont un gros calibre (400 μ). L'épaisseur du liber s'est aussi accrue et des cellules lignifiées à parois peu épaisses sont dispersées dans la partie ancienne de chaque îlot. Une zone cambiale est apparue dans le parenchyme péri-cyclique situé entre les îlots fibreux et le liber. Ce cambium donne naissance à un nouvel anneau libéro-ligneux continu composé, comme le précédent, de faisceaux isolés.

Un anneau fibreux continu s'est développé à l'extérieur des fibres

péricycliques, dans le parenchyme cortical. Le liège a commencé à apparaître. Dans les tiges très âgées (50 mm), les îlots de fibres péricycliques ont totalement disparu, et l'anneau fibreux cortical semble tenir la place du péricycle.

Au cours de l'accroissement de la tige, l'épaisseur du parenchyme péricyclique augmente par division de ses cellules sans intervention de cambium et les zones cambiales successives se produisent toujours au sein de ce parenchyme. Chaque anneau libéro-ligneux se différencie avant le développement complet de celui qui le précède.

La tige s'accroît donc par anneaux successifs d'épaisseur constante. Les zones cambiales apparues dans les tiges déjà âgées ne forment pas toujours une circonférence complète et la tige s'aplatit sur une certaine largeur.

Des essais de bouturage nous ont permis d'avoir quelques indications sur la vitesse de formation des anneaux : un rameau, né sur une bouture, a 22 mm de section à la base au bout d'un an, et il est constitué par deux anneaux libéro-ligneux complets et un troisième en voie de formation. Faut-il conclure que cette bouture, mise en terre en octobre, a subi trois périodes de croissance ? Elle a, en effet, bénéficié de deux saisons de pluies complètes et du début d'une troisième. Mais ces périodes de pluies sont d'importance très inégale, seule la seconde (15 mai-15 juillet) est longue et la quantité d'eau fournie est abondante. Or, l'épaisseur des anneaux est constante dans une même tige et, d'autre part, nous avons vu que chaque anneau apparaît avant le développement complet du précédent. La croissance de la liane est donc continue et n'est pas en rapport direct avec le changement de saison.



FIG. 127. — Schéma de la coupe transversale d'une racine de 18 mm d'*Adenia cissampeloides*.

b. *Structure de la racine.* — La racine d'*Adenia Cissampeloides* a une structure comparable à celle de la tige : des cambiums successifs forment des anneaux libéro-ligneux concentriques (fig. 127). Chacun de ces anneaux est composé de faisceaux très nettement séparés, seule la zone cambiale est continue et donne naissance à du parenchyme qui sépare les faisceaux et les différents anneaux.

Dans d'autres racines, plus éloignées du collet, autour des cinq faisceaux centraux, il apparaît des arcs cambiaux isolés qui forment cinq massifs périaxiaux. Ces derniers faisceaux font saillie à l'extérieur sous forme de cinq lobes arrondis (fig. 128). Quoique ces faisceaux soient tous encerclés par un même anneau péricyclique lignifié, il arrive que les faisceaux externes se séparent complètement de la masse libéro-ligneuse centrale et s'entourent individuellement de suber.

Les racines appartiennent donc aussi au quatrième type d'anomalies. Mais la racine est encore plus riche que la tige en parenchyme et la couche parenchymateuse (liber et parenchyme) qui sépare les unes des autres les différentes zones libéro-ligneuses est très épaisse.



FIG. 128. — Schéma de la coupe transversale d'une racine à cinq lobes d'*Adenia Cissampeloides* ($\times 8$).

Pendant une grande partie de sa vie, la tige s'accroît normalement, puis il apparaît des arcs cambiaux entre les assises externes du liber et le péricycle sclérifié. Ce cambium surnuméraire donne naissance à des massifs libéro-ligneux composés de faisceaux isolés, comme le bois central.

Le massif de bois central, très riche en parenchyme cellulosique, comprend cinq faisceaux réunis autour de la moelle par un anneau ligneux continu. Dans la tige de 35 mm, cet anneau s'est brisé, et les faisceaux sont séparés par du parenchyme né de la division des cellules des rayons larges interfasciculaires.

La structure anormale apparaît donc très tardivement dans les tiges de cet *Adenia*. Elle est du quatrième type, mais la zone cambiale est réduite à quelques arcs très écartés. Il se produit un phénomène supplémentaire de séparation des faisceaux.

3° *Adenia* sp. (1). — Les tiges de cet *Adenia* ont l'aspect extérieur de celles d'*Adenia lobata* : elles sont cannelées plus ou moins régulièrement et couvertes de tubercules. Mais les sillons sont plus profonds que chez *A. lobata*, même dans les jeunes tiges.

La section d'une tige âgée (35 mm, fig. 129) révèle un anneau libéro-ligneux central volumineux entouré irrégulièrement de massifs libéro-ligneux qui pénètrent dans les principaux lobes de la tige.

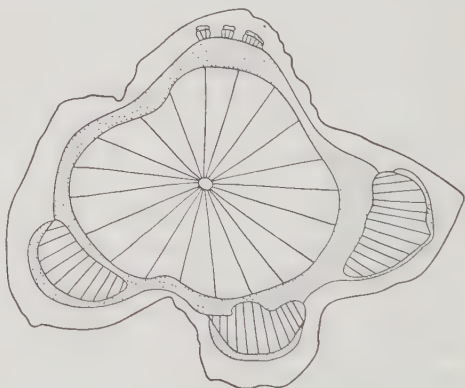


FIG. 129. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 35 mm d'*Adenia* sp.

(1) Cet *Adenia*, récolté à Bingerville (Côte-d'Ivoire), était considéré par les Systématiciens comme *A. lobata*. Mais la croissance en épaisseur anormale de l'espèce que nous décrivons nous oblige à en faire une espèce distincte de *lobata*.

4° *Crossostemma laurifolium* Planch. — Les sections des tiges de cette liane sous-ligneuse ont peu d'analogies avec celles des *Adenia*. La disposition du bois et du liber est du deuxième type (tige de 7 mm, fig. 130).

Quelques couches de bois se forment normalement dans la jeune tige. L'ensemble de ces tissus centrifuges est lignifié, ce qui rend l'aspect de ce bois très différent de celui des *Adenia*, riche en cellulose. Il y a cependant des ressemblances anatomiques avec le genre *Adenia* et, en particulier, la présence de massifs réniformes de fibres péri-cycliques. A l'intérieur de ces fibres, dans la zone interne du parenchyme péri-cyclique, il apparaît un anneau complet de sclérénchyme, immédiatement au contact du liber ancien. Le péri-cycle est donc constitué par cet anneau sclérénchymateux, du parenchyme et des îlots de fibres.

Des segments cambiaux cessent de fonctionner dans la tige de 3 mm environ et le massif ligneux s'accroît en incluant des sillons libériens (cf. « tiges sillonnées »). Au fur et à mesure de la croissance, ces sillons s'élargissent par paliers successifs. Chaque palier est garni d'un îlot de liber, et la partie médiane du sillon est occupée par du parenchyme provenant des rayons. Comme chez *Salacia bipindensis*, un sillon peut provisoirement être fermé à la suite de la lignification d'un rayon pendant une période plus ou moins longue.

La structure anormale de cette Passifloracée est particulièrement voisine de celle de l'Hippocratéacée, *Salacia bipindensis*.

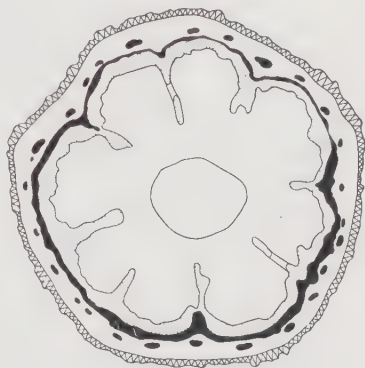


FIG. 130. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 7 mm de *Crossostemma laurifolium* (Passifloracées).

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les différentes espèces de ces deux genres de Passifloracées (*Adenia* et *Crossostemma*) sont des lianes à tiges très souples fixées au moyen de vrilles. Le port est toujours le même, mais la grosseur des tiges varie. Les tiges d'*Adenia* atteignent facilement le calibre de 50 mm tandis que *Crossostemma* a des tiges beaucoup plus frêles (10 mm). Malgré leur grosseur, les tiges d'*Adenia* se sectionnent très facilement à cause de la grande richesse en parenchyme cellulosique de leur bois. Le bois de *Crossostemma*, par contre, est entièrement lignifié.

La disposition du bois et du liber de ces lianes est très différente suivant les espèces. Certaines ont une structure entièrement normale (*A. lobata* et *A. kontiensis*), tandis qu'un autre *Adenia*, d'aspect externe semblable, possède, dans ses tiges âgées, des faisceaux périaxiaux. Les axes d'*A. Cissampeloides* sont constitués par des anneaux libéro-ligneux concentriques.

L'anomalie de structure de la tige et celle de la racine sont semblables, mais la racine est encore plus riche que la tige en parenchyme. Le bois de *Crossostemma laurifolium* est du type sillonné.

Ces différentes structures rencontrées dans des espèces voisines ayant le même port sont une preuve de l'absence de relation entre la classification systématique et le mode d'accroissement en épaisseur des tiges.

Ces tiges anormales n'étaient pas encore connues chez les Passifloracées.

13° Combrétacées.

I. — HISTORIQUE.

SOLEREDER (1885) reconnaît une anomalie de structure chez les Combrétacées : présence, dans les tiges, d'îlots de phloème interligneux.

HEIDEN (1893) étudie le phénomène chez *Calycopteris* et montre que le recouvrement des îlots libériens se fait au moyen d'un pont ligneux qui passe à travers le phloème.

HOLTERMANN (1893) et SCHENCK (1893) prouvent que les éléments phloémiens sont nés de l'activité inverse du cambium primaire.

LEISERING étudie une espèce de chacun des genres *Combretum*, *Thiloa* et *Calycopteris* et établit la formation du pont ligneux à travers la masse méristématique péryclicique.

PFEIFFER (1926) est du même avis, car il place les Combrétacées parmi les plantes dans lesquelles le cambium complémentaire apparaît dans le péricycle (p. 110).

Ces différents auteurs n'ont donc reconnu qu'un seul type d'anomalie de structure, la présence d'îlots de liber interligneux, mais ils ont donné des interprétations différentes de leur formation.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Parmi les *Combretum* récoltés, aucun n'avait le bois ponctué d'îlots de liber. Certaines espèces, quoique grimpantes, ont une structure entièrement normale, tandis que d'autres présentent plus ou moins tardivement des anomalies.

Les *Combretum* sont d'ailleurs presque tous des végétaux strictement héliophiles, il est donc rare d'en trouver dans la forêt dense. Les espèces que nous citons ont été récoltées sur le bord des routes dans les zones de forêt claire.

1° **Liane à structure normale.** — *Combretum comosum* G. Don : Une tige de 80 mm et une racine de 20 mm de cette liane sarmenteuse ont une structure entièrement normale.

Combretum grandiflorum G. Don : Cette liane sous-ligneuse a des tiges peu épaisses (7 mm) à structure normale.

Combretum paniculatum Vent. : Ses tiges volubiles atteignent un gros calibre (100 mm), leur bois est normalement développé en un cylindre régulier.

Combretum racemosum P. Beauv. : Cette espèce est une liane sarmenteuse à tiges peu épaisses et à structure normale.

2° *Combretum dolichopetalum* Engl. et Diels. — Nous avons choisi cette liane sarmenteuse comme plante type pour la description des tiges lobées (fig. 2). Nous ne reviendrons donc pas ici sur la structure anormale de ce bois développé en trois lobes arrondis séparés par des sillons très profonds.

3° *Combretum* sp. — Cette espèce, qui n'a pu être déterminée, est une grosse liane.

La tige s'accroît normalement jusqu'à atteindre le diamètre d'environ 30 mm, puis un anneau cambial apparaît, donnant naissance à des massifs libéro-ligneux isolés (tige de 60 mm, fig. 131).

Comme dans les autres *Combretum*, le liber externe est parsemé de très nombreux îlots de

fibres et de sclérocyles. Il est limité, extérieurement, par un anneau fibreux péricyclique presque continu. Nous avons pu vérifier qu'il s'agissait bien de liber jusqu'au contact des fibres péricycliques, car, sur des coupes transversales, nous avons observé les plages criblées horizontales jusqu'au niveau du péricycle. Les segments cambiaux surnuméraires prennent donc naissance au sein du liber, dans ses parties anciennes riches en fibres.

Au cours de la croissance, de nouveaux massifs libéro-ligneux se forment, nés de segments cambiaux apparus dans le liber des massifs précédents.

La structure de ce *Combretum* est donc du quatrième type.

4° *Combretum* sp. — Cette autre espèce est une liane puissante. L'échantillon observé avait 400 mm de section à la base.



FIG. 131. — Schéma d'un fragment de coupe transversale d'une tige de 60 mm de *Combretum* sp. (Combrétacées). Seul le liber récent est représenté par des pointillés. Les massifs libéro-ligneux se trouvent dans le liber ancien très riche en îlots fibreux. La zone sclérifiée la plus externe correspond au péricycle. ($\times 4$.)

Ce gros tronc de liane est constitué par de nombreux massifs libéro-ligneux aux contours arrondis entassés les uns contre les autres, le centre est mort. Nous avons récolté l'un des massifs de la périphérie. Il est lui-même formé par plusieurs masses ligneuses (fig. 132) : la plus grosse masse, centrale, est construite régulièrement autour d'une moelle ; elle est entourée d'autres massifs libéro-ligneux apparus, comme dans l'espèce précédente, dans la zone externe du liber du cylindre libéro-ligneux. Chacun des massifs périphériques est étalé en éventail, il est presque entièrement entouré de liber et de parenchyme cortical (ces tissus ne sont absents que de la face interne, étroite, par laquelle a débuté la formation du massif). Le liège qui recouvre ces massifs s'allonge entre eux et les isole parfois

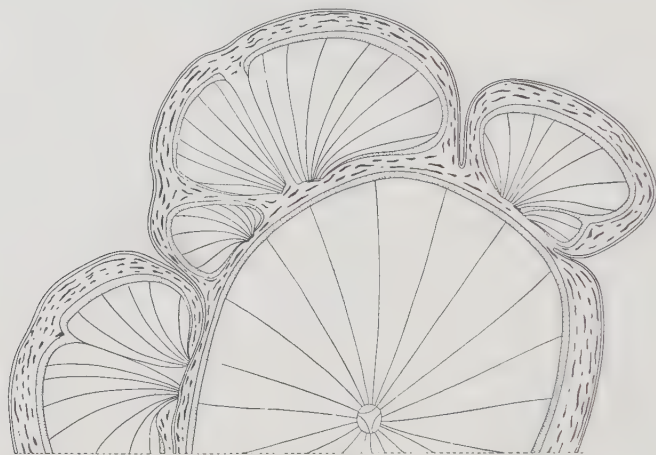


FIG. 132. — Schéma d'un fragment de coupe transversale du gros tronc de 400 mm de *Combretum* sp. Un cylindre libéro-ligneux est entouré de massifs isolés. Le liber récent est représenté par des pointillés. Le liber ancien est parsemé d'îlots fibreux. Le liège externe se prolonge tout autour du massif de gauche et l'isole du liber au sein duquel il est né. ($\times 3/4$.)

complètement du cylindre libéro-ligneux dont ils sont issus (massif de gauche, fig. 132). Ces massifs, ainsi individualisés, ne prennent pas l'aspect de celui autour duquel ils sont apparus, car ils n'ont pas de moelle et, même s'ils s'étaient au cours de la croissance, ils ne paraîtraient jamais parfaitement circulaires. Il est donc probable que les divers massifs ligneux circulaires trouvés sur la section du tronc correspondent à des tiges qui avaient leur individualité dès l'origine.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Dans les espèces de *Combretum* récoltées en bordure de forêt, nous n'avons pas trouvé les îlots de liber interligneux cités par différents auteurs dans d'autres espèces. Plusieurs *Combretum*, à tige grêle, ont une structure normale, tandis que d'autres, à tige beaucoup plus grosse, présentent une

anomalie qui n'avait pas encore été citée dans cette famille : la formation de massifs libéro-ligneux surnuméraires dans le liber âgé des faisceaux précédents.

14^o *Loganiacées*.

I. — HISTORIQUE.

MUELLER (1866) a été le premier à observer les îlots de tissu mou à l'intérieur du bois des *Strychnos*, mais il n'a pas indiqué leur nature.

DE BARY (1884), SOLEREDER (1885) et VAN TIEGHEM ont admis que le phloème interxylémien des *Strychnos* était dû à une activité anormale du cambium qui pourrait produire alternativement bois et liber sur sa face interne.

HÉRAIL (1886, p. 56) a mis en évidence le fonctionnement unilatéral de l'assise génératrice : certains de ses fragments cessent de produire du bois tout en continuant à former du liber sur leur face externe. Puis l'activité de ces segments cambiaux cesse complètement et « les deux bords de la portion interrompue de l'assise ligneuse vont à la rencontre l'un de l'autre au moyen des divisions qui se produisent dans les cellules du péricycle non épaissi ».

Au cours d'une description des tiges de *Strychnos Nux-vomica* et *Strychnos spinosa*, SCOTT et BREBNER (1889) admettent le principe du « cambium complémentaire », mais observent qu'il ne peut prendre naissance dans le péricycle qui est sclérifié de très bonne heure. CHODAT (1892) est du même avis : les cloisonnements se produisent dans les cellules libériennes.

PERROT (1895) revient à l'ancienne théorie : l'assise génératrice reste continue, mais elle a un fonctionnement anormal.

SAUVAN (1896) appuie la théorie du « cambium complémentaire » de HÉRAIL, SCOTT et BREBNER. Mais il admet que, si le « cambium complémentaire est nettement libérien dans les tiges âgées, il peut être péri-cyclique dès l'apparition des formations anormales » (p. 17).

Plusieurs auteurs ont étudié de nombreuses espèces de *Strychnos* d'Indochine (M^{lle} JOYEUX-MOLLINEDO, 1936) ou d'Amérique du Sud (CHALK et CHATTAWAY, 1937 ; RECORD, 1938 ; COCKRELL, 1941 ; COCKRELL et MONACHINO, 1947). Ils considèrent le liber comme centripète et admettent la formation de cambium surnuméraire né de cloisonnements au voisinage de la zone cambiale interrompue et se reliant à elle. Aussi, en 1947, MULLENDERS considère-t-il comme définitifs les résultats concernant les *Strychnos*.

DUVIGNEAUD, STAQUET et DEWIT, en 1952, ont étudié les tiges de nombreuses espèces africaines de *Strychnos* pour en déduire les caractères anatomiques propres à chaque section.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nos observations ont porté sur de nombreuses espèces du genre *Strychnos* et sur une liane frêle, volubile, *Usteria guineensis* Willd. Cette dernière espèce a son cylindre libéro-ligneux séparé en faisceaux par des rayons larges lignifiés.

Les *Strychnos* sont des lianes sous-ligneuses, ou parfois de grosses lianes, toujours fixées à leur support par des crochets dont la disposition, sur les rameaux, diffère suivant les espèces (1). La plupart des espèces observées ont une structure anatomique anormale à îlots de liber interligneux (type 3, « tiges ponctuées »). Deux espèces, cependant, ne possèdent pas ces îlots libériens dans les tiges récoltées : *S. Afzelii* et *S. Lecomtei*. Il est probable qu'elles n'ont jamais de structure anormale. Ceci est particulièrement certain pour *S. Lecomtei* dont les tiges observées avaient 16 mm de section, ce qui est voisin du plus gros calibre atteint par l'espèce.

Dans sa classification des *Strychnos*, DUVIGNEAUD (1952, p. 60) classe ces deux espèces dans deux des six sections dans lesquelles il n'a pas observé de phloème interligneux.

Nous donnerons, cependant, une description anatomique des tiges de ces deux espèces, afin de pouvoir les comparer avec celles à structure anormale.

1° **Lianes à structure normale.** — a. *Strychnos Afzelii* Gilg. — Cette liane à crochets vit dans la forêt hygrophile (2). Ses cirrhes sont simples ; ils sont deux par rameau, placés sur une même génératrice et séparés par une feuille.

Les plus grosses tiges récoltées ont 5 mm de diamètre. Elles sont encore recouvertes par l'épiderme protégé par une cuticule. Le parenchyme cortical renferme un anneau continu de cellules sclérifiées (deux à trois éléments en épaisseur). Le cylindre central est limité par un anneau de fibres péri-cycliques aux parois très épaisses mais peu lignifiées (3).

Le liber est peu épais. Le bois a des vaisseaux isolés, étroits, dont les plus récents sont entourés de parenchyme en disposition aliforme. Les fibres ligneuses ont des parois très épaisses. Les rayons ligneux sont nombreux (30 par millimètre) ; ils sont unisériés du type « hétérogène III » (rayons bas à cellules carrées, rayons hauts avec un mélange de cellules rondes et de cellules dressées, et parfois un niveau disérié). Le liber péri-médullaire est divisé en petits îlots entourés de quelques cellules de sclérenchyme.

(1) Les crochets sont des rameaux axillaires transformés. La ramification des rameaux étant opposée décussée, P. DUVIGNEAUD (1952, p. 15) représente ainsi la succession évolutive : polygémisés → gémisés → simples.

(2) Nous avons récolté les *Strychnos* sous la forêt dense humide (*S. aculeata*, *S. Afzelii*, *S. densiflora*, *S. Dinklagei*, *S. Lecomtei*) ou dans les galeries forestières voisines du bord de la mer (*S. littoralis*, *S. nigriflora*).

(3) Dans toutes les espèces, ces fibres à parois épaisses et très allongées suivant l'axe de la tige ne sont pas normalement lignifiées, car la double coloration au carmin-vert d'iode colore à peine leur membrane en bleu pâle.

b. *Strychnos Lecomtei* A. Chev. — Les tiges de cette espèce ne dépassent pas 15 mm à 20 mm de section. Les jeunes tiges sont munies de cirrhes gémisés ou groupés par trois à l'extrémité d'un même rameau.

Les plus grosses tiges récoltées (16 mm) ont un rhytidome clair épais (65 assises cellulaires) et entaillé de profondes crevasses longitudinales. Sous le liège, l'hypoderme est constitué par un anneau presque continu de cellules sclérifiées (1). Ces cellules sont séparées de l'anneau scléreux cortical (deux à trois cellules d'épaisseur) par quelques assises de parenchyme. Du collenchyme et du parenchyme écrasé forment la zone interne de l'écorce. Le liber est limité extérieurement par un péricycle de fibres à parois épaisses (2). Ces fibres, encore bien visibles dans la tige de 1,5 mm, deviennent très difficiles à repérer dans la tige de 10 mm.

Dans la tige de 16 mm, le massif ligneux n'a que 11 mm de section à cause de la grande épaisseur du liège. Le bois a des pores disséminés, disposés en files radiales, isolés ou, plus souvent, accolés par deux, trois, quatre et même huit. Les vaisseaux, nombreux (50 par millimètre carré), sont noyés dans un parenchyme dispersé, très abondant, parsemé de petits massifs de fibres en couches concentriques. Ces fibres ligneuses ont une membrane épaisse. Les rayons d'abondance moyenne (5 à 6 par millimètre) sont de deux types : des petits, disériés (850 μ), et des grands (3 000 μ), quadrisériés, composés comme les petits de cellules carrées et de cellules dressées. Ces rayons peuvent être considérés comme appartenant au type « hétérogène II A », quoique l'absence de cellules couchées et de rayons entièrement unisériés pousse à les classer dans les rayons homogènes sans qu'aucune des catégories indiquées par KRIBS ne leur convienne parfaitement.

Le bois ancien forme un anneau très dense d'environ 1 mm d'épaisseur. Ses pores sont moins nombreux (35 par millimètre carré), d'un diamètre plus faible (50 à 60 μ), et sont entourés de très peu de parenchyme. Ce bois est séparé de la moelle cellulosique par quatre grands massifs criblés internes, semi-circulaires. Ces massifs libériens sont formés par la réunion des petits îlots de liber intraligneux qui existent dans la tige plus jeune.

Ces deux espèces de *Strychnos*, dont les tiges ne renferment pas d'îlots de liber interligneux, appartiennent à deux sections éloignées l'une de l'autre dans la série évolutive, les *Spinosa* (*S. Lecomtei*) et les *Brevifloræ* (*S. Afzelii*) (DUVIGNEAUD, 1952). Les caractères du bois et, en particulier, la présence de rayons presque uniquement unisériés chez *S. Afzelii* sont une preuve supplémentaire de l'évolution plus poussée de *S. Afzelii* par rapport à *S. Lecomtei* dont les rayons sont plurisériés.

Les espèces de *Strychnos* dont l'étude suit appartiennent toutes au

(1) Cet anneau scléreux hypodermique n'est constitué que de quelques cellules isolées dans la tige de 10 mm et n'existe pas dans les tiges plus jeunes ; c'est pourquoi P. DUVIGNEAUD, J. STAQUET et J. DEWITT (1952) ne l'ont pas noté dans cette espèce.

(2) Dans toutes les espèces, ces fibres à parois épaisses et très allongées suivant l'axe de la tige ne sont pas normalement lignifiées, car la double coloration au carmin-vert d'iode colore à peine leur membrane en bleu pâle.

troisième type d'anomalies structurales. Comme dans les autres familles, nous décrirons les espèces suivant l'ordre alphabétique.

2° *Strychnos aculeata* Solered. (fig. 133). — Cette espèce est une liane puissante dont le tronc peut dépasser 100 mm. Ses cirrhes sont géminés.

Les premiers ilots libériens apparaissent dans la tige de 4 mm environ. Les niveaux successifs d'ilots sont disposés irrégulièrement en cercles.

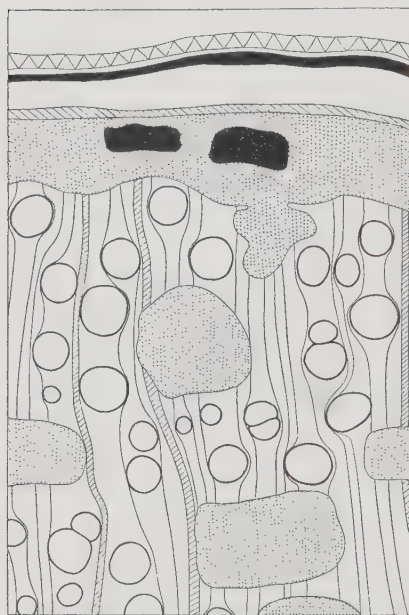


FIG. 133. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de tige de *Strychnos aculeata* (Loganiacées). ($\times 30$.)

Ces ilots interligneux elliptiques; à grand axe tangentiel, ont $570\mu \times 650\mu$ à 800μ . Ils confluent souvent entre eux. Les vaisseaux sont isolés, parfois accolés et dispersés. Les fibres ont des parois épaisses. Le parenchyme ligneux est rare: quelques cellules entourent les ilots libériens et les vaisseaux. Les rayons sont bas, du type « hétérogène II A »: les rayons unisériés sont composés de cellules dressées; les autres, quadri- ou quinquasériés, sont constitués essentiellement de cellules couchées avec des cellules dressées aux extrémités.

Les ilots de phloème intraligneux sont réunis en grandes plages.

Le liber externe est limité par l'anneau discontinu de fibres péricycliques. Des amas de sclérocytes sont disséminés dans le parenchyme cortical. Le liège a des parois très épaisses.

3° *Strychnos Cooperi* Hutch. et M. B. Moss (fig. 134). — Dans la jeune

tige de 1 mm, le parenchyme cortical est séparé du liber par un anneau de fibres péricycliques continu (1). Le bois est encore composé de peu d'assises. Les massifs de liber intraligneux sont enfouis dans les cellules sclérifiées de la périphérie de la moelle. Les premiers ilots de liber interligneux apparaissent dans les rameaux de 3,5 mm. A cet âge, les fibres péricycliques se sont éloignées les unes des autres. Il s'est ajouté sur leur face interne, immédiatement à leur contact, un anneau de cellules sclérifiées de une à deux assises d'épaisseur. Cet anneau sclérifié fait encore partie du péri-cycle (2).

Dans la grosse tige de 30 mm (fig. 134), il est apparu des cellules scléri-

(1) Cet anneau d'une seule assise de fibres est nettement péricyclique, car sa face interne touche au liber et sa face externe est en contact avec l'assise endodermique (points de Caspary).

(2) Le péri-cycle correspondant à la zone de cellules comprises entre l'endoderme et l'appareil conducteur.

fiées isolées dans l'hypoderme et un anneau scléreux continu dans le parenchyme cortical. L'anneau sclérifié périocylique s'est brisé et de grosses masses sclérifiées se sont différenciées dans le liber. Les îlots de liber interligneux sont subcirculaires ou un peu allongés tangentiellement ($300\ \mu \times 400\ \mu$). Ces îlots sont plus petits et les pores sont plus fins que dans l'espèce précédente. Les vaisseaux, nombreux (20 par millimètre carré), dispersés, sont fréquemment accolés par deux ou quatre généralement en direction radiale. Les fibres ont des parois épaisses. Le paren-



FIG. 134.

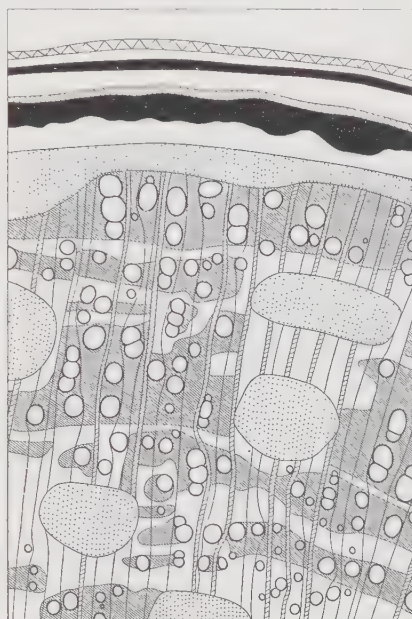


FIG. 135.

FIG. 134. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de tige de *Strychnos Cooperi*. Cellules sclérifiées dans l'hypoderme. Anneau scléreux dans le parenchyme cortical. ($\times 30$.)

FIG. 135. — Schéma de la coupe transversale du bois de *Strychnos densiflora* ($\times 30$).

chyme abondant entoure les pores ou les îlots libériens et ses plages confluent en bandes circummédullaires. Les rayons quadrisériés, nombreux (10 à 12 par millimètre), sont composés de cellules couchées (type « homogène II »). Ils sont parfois articulés.

4° *Strychnos densiflora* Baill. (fig. 135). — Cette espèce a été décrite en détail au cours de l'étude des « tiges ponctuées » (fig. 8 à 11). Pour permettre la comparaison avec les autres espèces décrites dans ce chapitre, nous rappellerons ici les caractères suivants :

1. Les cirrhes sont géminés.
2. Dans la tige de 2 mm, le parenchyme cortical est séparé du phloème et des premières formations libériennes par un anneau fibreux continu et

deux ou trois assises de parenchyme, l'ensemble des deux constituant le péricycle. Au cours du vieillissement de la tige, de nouvelles cellules se sclérifient dans le péricycle, à l'intérieur de l'anneau fibreux et un anneau sclérifié, régulier, de deux assises de cellules, apparaît sous l'hypoderme.

3. Les îlots de liber interligneux apparaissent dans les tiges de 4 mm à 6 mm de section. Ils sont un peu allongés en direction tangentielle ($400\ \mu \times 550\ \mu$).

4. Le bois est très riche en parenchyme.

5. Les vaisseaux, d'un calibre plus faible que dans les espèces précédentes, sont souvent accolés par deux ou trois en direction radiale.

6. Les rayons sont du type « hétérogène II A » (uni- et quadrisériés).

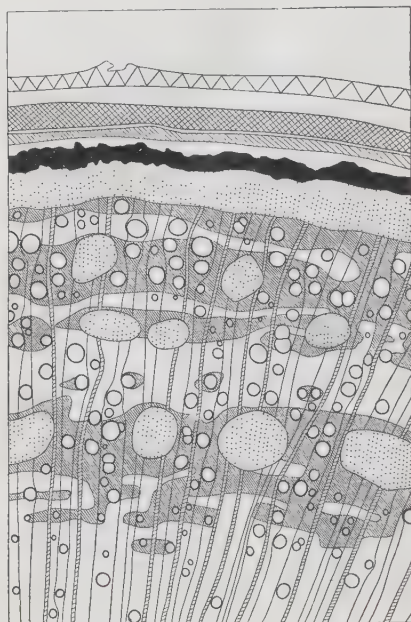


FIG. 136. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de tige de *Strychnos Dinklagei*. ($\times 30$).

5° *Strychnos Dinklagei* Gilg (fig. 136). — Cette espèce a aussi des cirrhes géminés. Les jeunes rameaux ont une section carrée. Les quatre angles sont dus à une augmentation du nombre des assises du parenchyme cortical. Le péricycle est formé par un anneau discontinu de fibres peu lignifiées. Les petits îlots de liber intra-ligneux sont largement séparés les uns des autres. Ils sont enfouis dans plusieurs assises de cellules sclérifiées de la périphérie de la moelle. Le centre de la moelle est oblitéré.

Dans les tiges plus âgées (8 mm, fig. 136), les fibres péricycliques non lignifiées se sont réparties sur une plus grande épaisseur (dix ou douze assises cellulaires); elles sont toujours très disséminées à travers cette zone.

À l'intérieur, il est apparu un anneau sclérifié continu immédiatement au contact du liber. Cet ensemble de fibres, de parenchyme et d'anneau scléreux constitue le péricycle. La zone interne de l'écorce est formée par du collenchyme aux parois peu épaisses. La section de la tige est encore vaguement carrée, car ce collenchyme est plus développé suivant quatre génératrices. Le rhytidome est brun, lisse.

Les îlots de liber interligneux commencent à apparaître dans cette tige de 8 mm en même temps que le parenchyme abondant. Ils sont assez petits ($170\ \mu \times 220\ \mu$). Les pores nombreux (50 par millimètre carré) sont fins ($25\ \mu$ à $75\ \mu$). Le parenchyme ligneux abondant est circummédullaire; il est disposé en couches continues bien plus larges que les pores. Les fibres ligneuses ont des membranes épaisses. Les rayons sont bas, les

unisériés sont formés de cellules dressées, les di- ou quadrisériés, constitués de cellules couchées, ont des cellules dressées aux extrémités (type « hétérogène II A »).

6° *Strychnos littoralis* A. Chev. (fig. 137). — Dans cet arbuste sarmenteux, les deux cirrhes placés sur une même génératrice alternent avec les feuilles.

Dans la tige de 15 mm (fig. 137), l'hypoderme est sclérifié. Le parenchyme cortical contient un anneau très discontinu de cellules pierreuses. A l'exté-

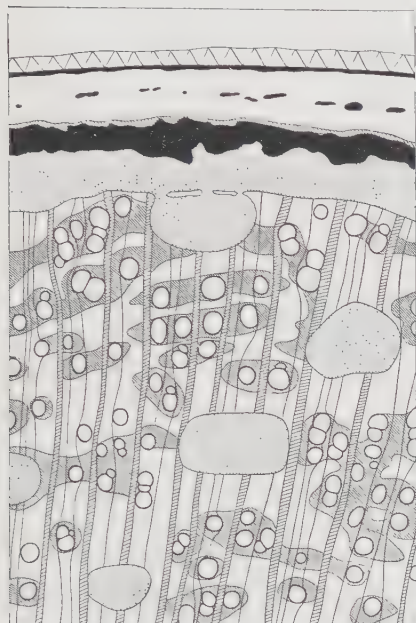


FIG. 137. — Schéma de la coupe transversale d'un fragment de tige de *Strychnos littoralis*. ($\times 30$.)

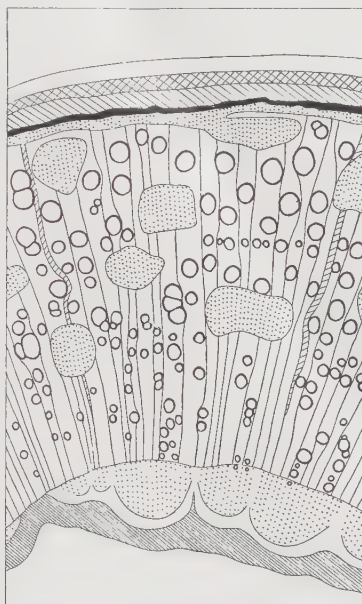


FIG. 138. — Schéma d'un fragment de coupe transversale d'une tige de 6 mm de *Strychnos nigritana*. ($\times 30$.)

rieur de l'anneau péricyclique continu, de deux à cinq cellules sclérifiées d'épaisseur, il existe encore quelques fibres péricycliques aplaties.

Les îlots de liber interligneux commencent à se produire dans les rameaux de 5 mm à 6 mm. Ils sont subcirculaires à ovales ($400 \mu \times 375 \mu$ à 475μ). Les pores assez fins sont isolés ou accolés par deux ou trois en direction radiale. Le parenchyme ligneux abondant est aliforme et les plages confluent souvent. Les rayons, du type « hétérogène II A », sont unisériés bas à cellules dressées ou trisériés à cellules couchées, parfois hauts (2 mm à 3 mm).

7° *Strychnos nigritana* Baker (fig. 138). — Les cirrhes de *Strychnos nigritana* sont gémérés. Les plus grosses tiges récoltées ne dépassent pas 8 mm. La couche de fibres péricycliques aplaties est épaisse, elle est séparée du liber par un anneau sclérifié continu.

Les ilots de liber interligneux apparaissent dans les tiges de 2,5 mm à 3 mm. Ils sont petits ($240 \mu \times 270 \mu$ à 375μ). Les pores sont fins. Le parenchyme circumvasculaire est rare. Les rayons di- ou trisériés sont du type « hétérogène II A ». Le liber interligneux est formé par des ilots réunis en grandes plages bordées par des cellules sclérifiées à parois minces.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Dans la famille des Loganiacées, il existe un seul type de structure anormale rencontré uniquement dans le genre *Strychnos* : ilots libériens inclus dans le bois.

Les premiers ilots se produisent dans des tiges de grosseur variable suivant les espèces (3,5 mm : *S. Cooperi* ; 4 mm : *S. aculeata* ; 4 à 6 mm : *S. densiflora* ; 5 à 6 mm : *S. littoralis* ; 8 mm : *S. Dinklagei*), mais les différences sont trop grandes à l'intérieur d'une même espèce et pas assez marquées d'une espèce à l'autre pour que ce caractère permette la détermination des espèces.

Ces ilots sont dus à l'arrêt de l'activité de segments cambiaux sur leur face interne et au raccordement des extrémités libres du cambium par des cloisonnements au sein du parenchyme libérien.

Les *Strychnos* grimpants étudiés sont de grosses lianes (*S. aculeata*, *S. densiflora*) ou des lianes sous-ligneuses (*S. Afzelii*, *S. Cooperi*, *S. Dinklagei*, *S. Lecomtei*, *S. littoralis*, *S. nigriflora*). Ils sont fixés aux supports par des cirrhes géminés (*S. aculeata*, *S. densiflora*, *S. Dinklagei*, *S. Lecomtei*, *S. nigriflora*) ou des cirrhes simples, signe d'évolution plus poussée (*S. littoralis*, *S. Afzelii*). Nous avons noté un autre caractère évolutif : la présence de rayons unisériés chez *S. Afzelii*. *S. Lecomtei* et *S. Cooperi* dont les rayons ont tendance à être homogènes sont aussi plus évolués, à ce point de vue, que les autres espèces (*S. aculeata*, *S. densiflora*, *S. Dinklagei*, *S. littoralis*, *S. nigriflora*) dont les rayons sont hétérogènes du type II A de KRIBS.

Deux espèces (*S. Afzelii* et *S. Lecomtei*) ne renferment pas d'ilots libériens dans leur bois. Il ne semble pas y avoir de rapport net entre cette absence d'anomalie de structure et les caractères évolutifs que nous venons de citer. Ces deux espèces sont d'ailleurs éloignées l'une de l'autre dans la classification systématique. Les tiges de ces lianes sarmenteuses restent toujours grêles, ce qui est peut-être la principale raison de la structure normale de leur bois. Si le caractère de structure anormale peut avoir des rapports avec la grosseur des tiges, il n'est pas en relation avec le port de la plante, car les *Strychnos* arborescents ont les mêmes ilots de liber interligneux que les lianes.

15^o Apocynacées.

I. — HISTORIQUE.

SOLEREDER (1885) cite plusieurs types de structures anormales, spécialement dans les lianes :

1. Bois sillonné avec des sillons remplis de liber, le cambium étant continu tout au long de la paroi du sillon.

2. Bois sillonné dans lequel les sillons se referment et de nouveaux sillons se produisent plus tard suivant le même rayon. Sur la section transversale, le bois est parsemé d'îlots phloémiens.

3. Îlots irréguliers du phloème interligneux produits par différenciation de tubes criblés dans des massifs de parenchyme.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Parmi les lianes que nous avons eu l'occasion d'observer, nous n'avons rencontré aucune de ces structures anormales, mais seulement une tige aplatie à section en 8, *Landolphia owariensis*.

1^o Lianes à structure normale.

Landolphia hirsuta (Hua) A. Pich. : grosse liane à vrilles.

Holalafia sp. : liane sarmenteuse.

Landolphia membranacea : liane sous-ligneuse.

Oncinotis sp. : liane sous-ligneuse.

Strophanthus hispidus A. P. DC : liane sarmenteuse.

2^o *Landolphia owariensis* Beauv. — Cette grosse liane volubile a une structure anormale : ses tiges aplaties sont marquées de deux sillons profonds dont l'orientation change à chaque nœud. Cette espèce a été choisie comme plante type pour la description du premier groupe d'anomalies (fig. 1), il est donc inutile de revenir ici sur la structure de ses tiges.

16^o Asclépiadacées.

I. — HISTORIQUE.

Différentes structures anormales ont été décrites dans des espèces grim-pantes ou dressées.

1. *Groissance excentrique de la tige.* — Cette anomalie a été citée par HÉRAIL (1885), chez *Ceropegia*, et WITTE (1886), chez *Ibatia*.

2. *Tige sillonnée*. — Les mêmes auteurs ont décrit ce nouveau phénomène dans les mêmes genres. JUSSIEU (1843) l'a observé chez *Gymnema* et TREIBER (1891) chez de nombreuses plantes grimpantes.

3. *Phloème interligneux*. — L'étude en a été faite par TREIBER (1891) et SCHENCK (1893) chez *Ceropegia*, SCOTT et BREBNER (1891) chez *Asclepias* : le phloème se différencie à l'intérieur de la zone cambiale à partir d'éléments secondaires. BALWANT SINGH (1943) a fait les mêmes observations chez *Leptadenia* et a démontré d'une façon définitive que, dans ce genre, la formation des îlots de liber interligneux était tout à fait différente de ce qu'elle est chez les *Strychnos*. Chez les Asclépiadacées, le phloème se différencie à partir de groupes de cellules à parois minces produites en direction centripète par le cambium.

4. *Bois déchiré*. — Les tiges de *Calotropis* se fragmentent en quatre masses ligneuses (TREIBER, 1891 ; SCHUMANN, 1895).

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nous n'avons récolté que deux lianes Asclépiadacées et elles ont une structure normale, ou que nous considérons comme telle, car le cambium reste continu et produit bois et liber à leurs places respectives.

1. *Pergularia extensa* N. E. Br. : grosse liane volubile. Le bois est pénétré par des zones radiales de parenchyme resté cellulosique. Ce parenchyme est produit sur la face interne du cambium et nous n'y avons distingué aucun élément phloémien.

2. *Secamone myrtifolia* R. Br. : cette liane sous-ligneuse volubile a aussi une structure normale.

17^e Convolvulacées.

I. — HISTORIQUE.

Des structures très variées ont été décrites dans cette famille :

1. Croissance excentrique de la tige chez *Merremia* (SCHENCK, 1893).
2. Tige sillonnée chez *Merremia umbellata* (SCHENCK, 1893).
3. Îlots de liber interligneux : *Ipomoea versicolor*.
4. Anneaux libéro-ligneux concentrique dans lesquels le parenchyme phloémien est à l'origine du cambium suivant.

De nombreux auteurs, depuis de JUSSIEU (1843) jusqu'à SCHENCK (1895), ont observé cette anomalie dans plusieurs genres autres que ceux qui nous intéressent (1).

5. Faisceaux inverses médullaires.

(1) La liste complète de ces genres et des auteurs qui les ont observés est dans l'ouvrage de PFEIFFER (1926, p. 153).

SOLEREDER (1885) a décrit un anneau de faisceaux dans la moelle de *Neuropeltis racemosa*, *N. expansa*, *N. coriacea*; CHODAT et ROULET (1893) ont observé le même phénomène chez *Erycibe*, *Argyreia*, *Neuropeltis ovata*.

6. Les anneaux concentriques subissent des déchirures chez *Merremia umbellata* (SCHENCK, 1895).

7. Certaines racines tubérisées ont une structure polystélisque (SCHMITZ, 1874; SCHÖBER, 1885).

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

En Côte-d'Ivoire, nous n'avons récolté que trois genres de Convolvulacées grimpantes ligneuses : *Bonamia*, *Neuropeltis* et *Prevostea*. Tous les trois ont des tiges à structure anormale. Des anomalies ont été citées dans le genre *Neuropeltis*, mais les espèces que nous décrivons ne sont pas encore connues au point de vue anatomique. Dans les genres *Bonamia* et *Prevostea*, aucune description n'a encore été faite.

1° *Bonamia cymosa* Hall. f. — De cette liane sous-ligneuse, nous n'avons récolté que des tiges encore frêles (3,5 mm), mais la croissance en épaisseur ne dépasse jamais beaucoup ce stade dans cette espèce.

Dans la jeune tige de 2 mm, les gros pores du bois périaxial commencent à se différencier et la zone cambiale est légèrement ondulée. Des massifs de liber intraligieux sont à la périphérie de la moelle.

Lorsque la tige vieillit (tige de 3,5 mm, fig. 139), les ondulations du cambium sont plus marquées. Toutefois, il s'agit de dépressions du bois encore peu profondes et nous ne pouvons conclure avec certitude à l'appartenance d'une tige plus grosse au deuxième type d'anomalies (tiges sillonnées).

2° *Neuropeltis acuminata* Benth. et Hook. — Les tiges de cette grosse liane volubile sont très peu tordues sur elles-mêmes et généralement enroulées de façon très lâche autour de leur support. Elles sont marquées extérieurement de lobes irréguliers séparés par des sillons profonds.

Cet aspect extérieur de la tige correspond à sa constitution interne : le bois est sillonné très profondément et irrégulièrement (tige de 35 mm,



FIG. 139. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 3,5 mm de *Bonamia cymosa* (Convolvulacées).

fig. 140). La structure de cette tige appartient donc au deuxième type d'anomalies (tiges sillonnées).

Le premier bois formé, dense, a des pores très fins. Lorsque la tige a environ 5 mm de section, les gros vaisseaux du bois périaxial apparaissent brusquement. La tige s'accroît ainsi jusqu'à atteindre 15 mm et les sillons commencent seulement à se produire à cet état du développement. Au cours de la croissance, ces sillons libériens deviennent de plus en plus profonds et de nouveaux sillons se manifestent. Des faisceaux inverses apparaissent dans la moelle, mais leur développement est très limité. Le bois se brise ensuite au fond des premiers sillons formés. L'évolution de l'anomalie est identique dans cette espèce et la suivante, aussi l'étudierons-nous seulement en détails pour cette dernière.



FIG. 140. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 35 mm de *Neuropeltis acuminata* (Convolvulacées).

Une tige enroulée par des spires très serrées autour d'un tronc a une croissance différente de celle de la tige moins intimement liée au support. Il n'y a plus d'accroissement circulaire du bois : il se développe seulement une moitié de tige dont les faisceaux, rapprochés les uns des autres, occupent, en coupe transversale, le tiers seulement de la surface de section d'une tige normale. Dans cette tige réduite, le bois et les sillons libériens rayonnent autour d'un axe confondu avec le support (fig. 141). A l'état adulte, cette portion de tige n'a pas de moelle. Sur sa face externe, le bois est normalement séparé du liège par le liber et le parenchyme cortical. Sur les deux faces déformées par le contact du support et le mouvement de torsion, une zone subéreuse mince semble s'être développée immédiatement au contact du liber et du bois, à la pointe des massifs ligneux. En fait, la très jeune tige possédait une moelle, un anneau libéro-ligneux peu épais et un parenchyme cortical. Ces tissus ne se sont pas accrus dans les régions soumises à la déformation et ils se sont très rapidement subérifiés au contact du support. C'est pourquoi le liège est immédiatement au contact du bois et du liber.

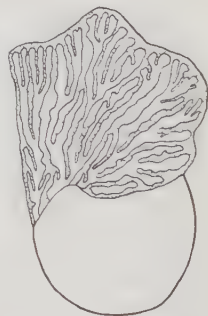


FIG. 141. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de *Neuropeltis acuminata* tordue autour d'un support (la tige du support est représentée schématiquement par son contour). (× 1.)

3° *Neuropeltis prevostioides* G. Mangenot. — Cette liane volubile s'enroule autour des troncs suivant le sens trigonométrique, par des spires généralement très lâches. En plus de ce premier phénomène se produit un enroulement de la tige sur elle-même. Les axes atteignent un diamètre très élevé pour une liane : 280 mm.

Comme les tiges de *N. acuminata*, celles de *N. prevostioides* sont marquées

de cannelures longitudinales profondes dues aux plus anciens sillons du bois (fig. 142).

Dès que la jeune tige atteint 3 mm, il apparaît, dans le cambium, des ondulations dues à un affaiblissement de l'activité de segments sur leur face interne et à une activité plus grande de la face externe pendant un certain temps. En cinq ou six points de la périphérie de la tige, le bois d'abord, puis le liber, cessent de se former. Cette activité anormale du cambium gagne de proche en proche. Sur une section transversale, il apparaît donc des cuvettes de liber dont les bords obliques s'accroissent constamment. Simultanément, le nombre des cellules cambiales extérieures à cette cuvette s'accroît à la suite

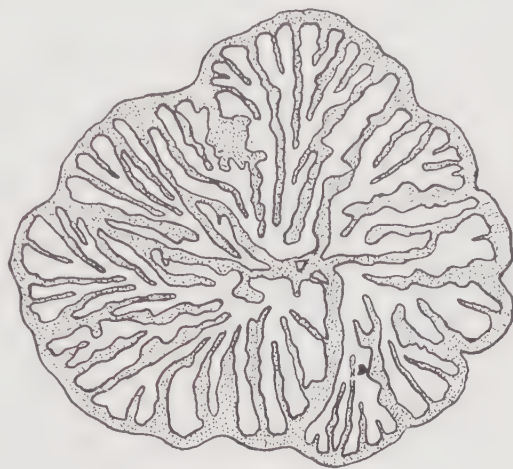


FIG. 142. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 75 mm de *Neuropeltis prevostioides*.

de cloisonnements anticlines très actifs. L'allongement du cambium provoque une augmentation rapide des cellules ligneuses et l'étalement en éventail du bois de part et d'autre du sillon. Cette force tangentielle agissant sur le sillon libérien moins résistant en rapproche constamment les bords (fig. 143).



FIG. 143. — Schéma de la coupe d'un sillon du bois rempli de liber chez *Neuropeltis prevostioides* ($\times 15$).

Le bois de la tige de 8 mm (fig. 144) est ainsi découpé profondément par des sillons toujours étroits malgré la progression de l'inactivité des cellules cambiales. Ces sillons se ferment parfois complètement pendant une période plus ou moins longue, puis réapparaissent dans la tige plus âgée. Ceci est dû à la lignification temporaire d'un rayon élargi qui obstrue la cavité du sillon pendant une période où le cambium fonctionne normalement à son voisinage.

Une zone cambiale médullaire donne naissance très tôt à deux massifs criblés (fig. 144), le bois se développe plus tard, formant ainsi deux massifs libéro-ligneux inverses. Lorsque

la tige vieillit, ces faisceaux médullaires ne s'accroissent pas beaucoup.

Lorsque le diamètre de la tige est encore assez faible (10 mm à 15 mm), les différents mouvements auxquels elle est soumise produisent une rup-



FIG. 144. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 8 mm de *Neuropeltis prevostioides*.

ture de l'anneau ligneux axial au fond des cinq sillons les plus profonds. Du parenchyme provenant du fond des sillons et des rayons pénètre immédiatement dans les fentes et écarte l'une de l'autre les différentes masses ligneuses. Sur la section transversale de la tige de 75 mm, on distingue ainsi cinq massifs ligneux déchiquetés dans lesquels chaque lambeau de bois est enfoui dans du liber. Au centre sont les deux petits faisceaux libéro-ligneux médullaires (fig. 142). Ces deux espèces de *Neuropeltis* sont donc semblables au point de vue anomalie de structure : elles appartiennent d'abord au deuxième type et, plus tard, la présence des faisceaux médullaires et les fragmentations sont très peu visibles. la déchirure du massif ligneux les fait rattacher au cinquième. Mais, comme les faisceaux inverses et les fragmentations sont très peu visibles, l'aspect général des sections de tiges de ces deux *Neuropeltis* permet tout de même de les classer parmi le deuxième groupe des structures anormales. Au point de vue aspect extérieur, elles sont un peu différentes, car *N. prevostioides* est tordu sur lui-même tandis que *N. acuminata* ne l'est pas.

4° *Prevostea africana* Benth. et Hook. — Cette grosse liane volubile s'enroule aussi par des spires très lâches suivant le sens trigonométrique. Ses tiges sont subcylindriques, non tordues sur elles-mêmes, le liège est crevassé.

La section transversale de la tige de 30 mm, par exemple (fig. 145), a un aspect tout à fait semblable à celui de l'*Acanthacée*, *Afromendonia iodoides* : le bois est dispersé en de nombreux massifs noyés dans du parenchyme très abondant. Les

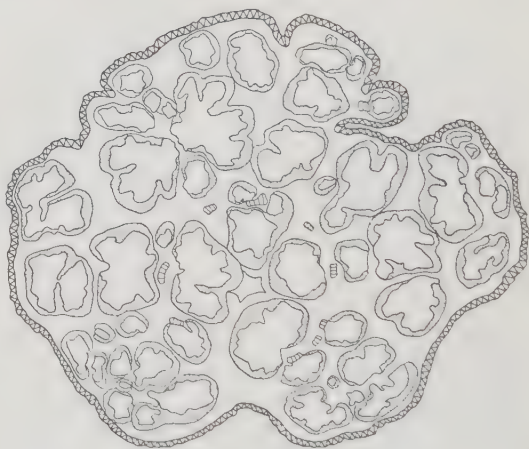


FIG. 145. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 30 mm de *Prevostea africana* (Convolvulacées). Les fragments de l'anneau ligneux axial (hachures droites) sont disposés suivant une circonférence autour des massifs libéro-ligneux inverses de la périphérie de la moelle.

tiges de cette espèce appartiennent donc au sixième groupe d'anomalies.

Le début du développement de la jeune tige est normal : un anneau de bois très pauvre en vaisseaux est produit par un cambium circulaire. Dès que ce cambium commence à former le bois périaxial à gros pores, son activité devient anormale : il se produit plusieurs sillons remplis de liber dont le fond est garni de parenchyme à différenciation centrifuge, mais non lignifié. Les ailes du bois se développent de façon très irrégulière, des cellules lignifiées et cellulodiques alternent sur leurs bords et il apparaît de nouveaux sillons à leur intérieur.

Dans la tige de 4 mm (fig. 146), le bois périaxial est déjà bien développé et six sillons ont débuté au contact de l'anneau ligneux axial. Trois massifs de liber interne ont apparu très tôt et, dans cette tige, les segments cambiaux pérимédullaires commencent déjà à produire du bois à différenciation inversée. Peu de temps après, l'anneau ligneux axial se brise au fond des six principaux sillons. Cette fragmentation est identique à celle de l'*Afromendocia*. Dans les différents massifs ainsi isolés, le bois périaxial se sépare en général de l'arc axial (fig. 147).



FIG. 146. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 4 mm de *Prevostea africana*. L'anneau ligneux axial est encore entier.

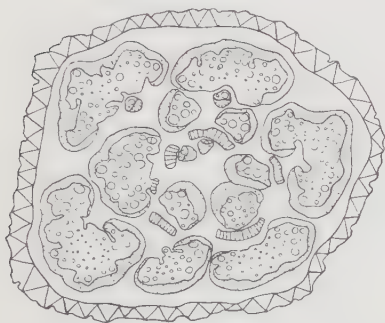


FIG. 147. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 11 mm de *Prevostea africana*. L'anneau ligneux axial s'est brisé et s'est séparé du bois péri-axial.

Tandis que les premiers massifs libéro-ligneux médullaires se développent et que de nouveaux petits faisceaux apparaissent dans la moelle, les arcs de bois axial sont écartés les uns des autres par le développement du parenchyme tangentiel. Le parenchyme radial éloigne d'eux le bois périaxial et ces deux parenchymes écartent constamment les uns des autres les ailes du bois périaxial. Ces dernières sont au nombre de sept dans la tige de 11 mm par suite d'une fragmentation intervenue à l'intérieur de l'une d'entre elles. Chacune de ces ailes s'étale de plus en plus par allongement du cambium et a tendance à se refermer sur elle-même.

Lorsque la tige vieillit (tige de 30 mm, fig. 145), des segments cambiaux apparaissent dans le parenchyme sous-péricyclique à la périphérie des faisceaux. Ils donnent naissance à de nouveaux massifs libéro-ligneux et, à la face interne de ces massifs, il se forme des faisceaux inverses. Les segments cambiaux, qui sont à l'origine de ces nou-

veaux faisceaux, apparaissent dans les parenchymes radial et tangentiel.

Les faisceaux se développent parfois beaucoup moins suivant la génératrice en contact avec le tuteur, de sorte que la moelle est excentrée ; elle est sclérifiée et isolée au milieu du parenchyme de dilatation.

La structure de ces tiges volubiles et leur développement correspondent bien à ceux pris comme exemple pour le sixième type d'anomalies, mais le nombre des faisceaux ligneux est plus grand dès l'origine chez *Prevostea africana*.



FIG. 148. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 7 mm de *Prevostea Heudelotii*.

5° *Prevostea Heudelotii* Hall. f. — Chez cette plante volubile, dont les tiges atteignent aussi de forts diamètres pour une liane (1), l'anomalie de structure est identique à celle de l'espèce précédente. Toutefois, l'évolution est moins rapide : dans une tige de 7 mm (fig. 148), l'anneau ligneux axial est encore entier. D'autre part, les sillons sont plus nombreux à l'origine et,

dans l'échantillon que nous avons étudié, n'atteignent pas tout à fait l'anneau ligneux axial. Malgré ces petits différences, l'évolution de la structure est identique à celle de *Prevostea africana* et les tiges âgées présentent la même dispersion des faisceaux (tige de 15 mm, fig. 149).

La structure des racines âgées est semblable à celle des tiges. Nous étudierons, d'ailleurs, l'évolution de la structure des racines appartenant à ce type d'anomalies, dans le cas d'*Afromendonia iodoides*.

6° *Prevostea parviflora* G. Mangnot. — Cette liane volubile s'enroule aussi autour de ses supports suivant le sens trigonométrique. Mais, contrairement aux autres espèces, ses tiges n'atteignent jamais un diamètre supérieur à 10 mm et l'aspect des sections transversales est différent (fig. 150).

Autour de l'anneau de bois dense axial, le bois périaxial à pores progressivement plus gros se développe normalement, puis, alors que le diamètre des pores augmente plus rapidement, il apparaît des sillons libériens dans ce bois périaxial. Au cours de l'accroissement du diamètre

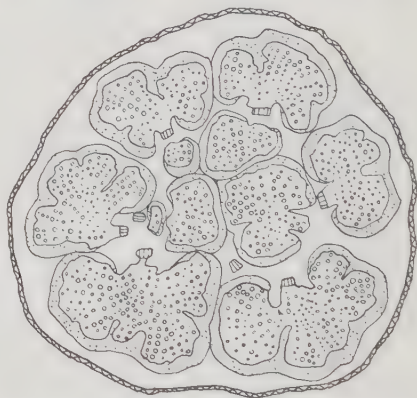


FIG. 149. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 15 mm de *Prevostea Heudelotii*.

(1) Nous avons récolté une tige de 50 mm.

de la tige, cinq faisceaux libéro-ligneux inverses se développent dans la moelle.

Très tardivement il se produit une fente dans le cylindre ligneux épais qui entoure la moelle. Cette déchirure fait communiquer, à travers la moelle, les deux sillons libériens les plus profonds et s'emplit de parenchyme qui provient de ces sillons et probablement aussi des rayons ligneux au contact, quoique nous n'ayons pas pu le vérifier dans ce cas. Ce parenchyme se développe très peu, car il est apparu dans la tige de 10 mm en fin de croissance.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Ces anomalies (sillons libériens et déchirure du bois) ont déjà été citées avec plus ou moins de détails chez les Convolvulacées. Cependant, elles n'ont pas encore été observées dans les espèces que nous décrivons dont certaines sont nommées depuis peu de temps. Aucune structure anormale n'avait été reconnue dans le genre *Prevostea*.

Les deux espèces de *Neuropeltis* décrites (*N. acuminata* et *N. prevostioides*) ont une structure anatomique semblable : bois entamé irrégulièrement par des sillons de liber très profonds, présence de petits faisceaux libéro-ligneux inverses médullaires, déchirure du bois en plusieurs massifs isolés.

Deux des *Prevostea*, dont les tiges atteignent aussi un gros diamètre (*P. africana* et *P. Heudelotii*), ont une structure d'aspect totalement différent : déchirure du bois en de nombreux massifs écartés les uns des autres par du parenchyme à croissance rapide ; apparition de faisceaux inverses sur la face interne de ces massifs, quelle que soit leur position sur la surface de section.

Une troisième espèce de *Prevostea* (*P. parviflora*) a une structure différente : le bois se sillonne plus tardivement ; les faisceaux médullaires s'accroissent un certain temps, puis le massif ligneux se déchire au fond des deux principaux sillons, mais l'évolution n'est pas poussée plus loin. Nous pourrions en déduire que la structure de *Prevostea parviflora* se rapproche de celle des *Neuropeltis*, cependant elle ne lui est pas non plus semblable.

Les structures anormales des racines sont semblables à celles des tiges correspondantes.

Si nous ne tenons pas compte de *P. parviflora*, que nous ne pouvons classer avec certitude, il existe deux structures bien différentes pour les *Neuropeltis* et les *Prevostea*. Ce sont, cependant, deux genres de Convolvu-

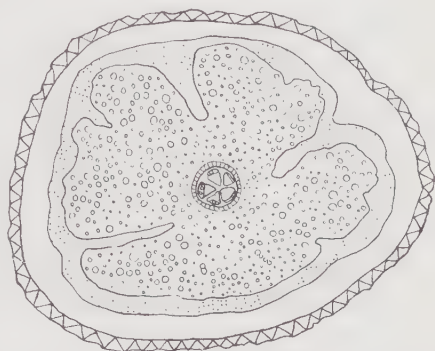


FIG. 150. — Schéma de la coupe transversale d'une tige de 10 mm de *Prevostea parviflora*.

lacées très voisins au point de vue systématique, un seul caractère morphologique les distingue : la diaspore ailée apparue au cours de la formation du fruit provient de l'accrescence de deux sépales chez *Prevostea*, tandis qu'elle est une bractée chez *Neuropeltis* (1). Il est donc intéressant de pouvoir les distinguer par des caractères anatomiques macroscopiques.

18° *Acanthacées.*

I. — HISTORIQUE.

Diverses anomalies de structure ont été décrites :

1. Faisceaux inverses dans la moelle d'*Acanthus*, *Mendoncia* et *Pseudocalyx*.

2. Phloème interligneux dans de nombreux genres.

3. Anneaux libéro-ligneux concentriques chez *Acanthus*, *Pseudocalyx*, *Mendoncia* et *Thunbergia*.

4. Fissuration du bois chez *Afromendoncia*, *Mendoncia*, *Pseudocalyx* et *Thunbergia*.

5. Structure polystélisque chez *Dianthera americana*.

Les auteurs qui ont décrit ces structures ont émis des théories variées sur l'inclusion des ilots libériens dans le bois et la fissuration du bois. Comme les échantillons récoltés en Côte-d'Ivoire nous ont poussée à nous intéresser particulièrement à ces deux phénomènes, nous donnerons, ci-dessous, un résumé des conclusions de nos devanciers pour chacune de ces anomalies.

1° **Liber interligneux.** — VESQUE (1875), puis RADLKOFER (1883) étudient *Thunbergia* et admettent la production alternative de bois et de liber sur la face interne de l'assise cambiale.

HÉRAIL (1885), puis SCOTT et BREBNER (1889) et VAN TIEGHEM (1891) repoussent cette théorie. Ils voient seulement des différences quantitatives dans la production de bois et de liber par divers segments cambiaux qui se séparent ainsi les uns des autres, puis les plus externes sont réunis par des cloisonnements du péricycle. D'après ces auteurs, la formation des ilots libériens de *Thunbergia grandiflora* et *Hexacentris coccinea* est donc analogue à celle des *Strychnos*.

CHODAT et ROULET (1892), puis ROULET (1893, 1894) démontrent les erreurs commises par HÉRAIL et son école. La zone génératrice est continue et certains de ses fragments produisent alternativement bois et liber car, s'il se formait une zone génératrice surnuméraire, les raphidines sous-péricycliques seraient entraînées dans les enclaves libériennes, ce qui n'est pas.

Après 1900, SOLEREDER (1908) est le seul à soutenir cette théorie du

(1) MANGENOT (G.), Sur les *Neuropeltis* et les *Prevostea* de la Côte-d'Ivoire: I. Les *Neuropeltis* (*Rev. de Bot. Appl.*, **347-348**, 1951, p. 516-523).

phloème centrifuge, aussi PFEIFFER écrit-il, en 1926, que l'existence d'un tissu de ce genre n'est pas prouvée.

Cependant, en 1947, MULLENDERS a montré de façon définitive que, chez *Thunbergia*, le liber interligneux est formé sur la face interne du cambium par différenciation centrifuge.

2^o Fissuration du bois. — Quatre auteurs (GILG, 1893 ; WARBURG, 1893 ; SCHENCK, 1893 et 1895 et M^{lle} TCHOUPROFF, 1897) ont étudié la fragmentation du bois dans le genre *Mendoncia*. Seul, GILG a fait aussi des observations sur *Afromendoncia*, mais il disposait d'un unique stade du développement de chacune des deux espèces : *A. Lindaviana* et *A. phytocrenoides*.

M^{lle} TCHOUPROFF a repris les théories déjà émises et, après l'observation de jeunes tiges de *Mendoncia*, a donné son opinion sur « les causes qui déterminent le fractionnement du bois axial chez *Mendoncia Schomburgkiana* et sur l'origine et le développement des tissus cicatrisants » (1897). Cet auteur a discuté les travaux antérieurs, dont voici les idées maîtresses.

D'après SCHENCK, les jeunes tiges de *Mendoncia* ont une croissance normale. La moelle ne présente aucune particularité. Au cours de vieillissement de la tige (3,5 mm), quelques cloisonnements commencent à apparaître dans la moelle en face des groupes de vaisseaux primaires (SCHENCK, 1893, fig. 170, pl. XII), puis ces bandes étroites s'étendent latéralement et donnent naissance à quatre faisceaux médullaires. Par contre, GILG démontre que le cambium médullaire de *Mendoncia* est d'origine primaire, il croit l'avoir vu immédiatement au-dessous du point végétatif (p. 360 et 363), tandis que celui d'*Afromendoncia* provient du cambium externe qui a traversé l'anneau lignifié. Il n'a pas observé la formation de faisceaux inverses médullaires dans le cas d'*Afromendoncia*, mais admet qu'ils se forment comme chez *Mendoncia*. M^{lle} TCHOUPROFF pense, avec raison, que le cambium périmédullaire n'est pas d'origine primaire et qu'il ne provient pas du cambium périphérique. Elle montre (p. 331, fig. 2) qu'il n'apparaît même pas dans le parenchyme vasculaire, mais par cloisonnement des cellules médullaires. Ce cambium donne naissance à des faisceaux libéro-ligneux inverses et, vers la même époque, l'anneau lignifié normal se rompt en quatre masses séparées par du parenchyme de dilatation.

Dans les tiges de *Mendoncia* et d'*Afromendoncia*, l'anneau de bois est dépourvu de vaisseaux en quatre points diamétralement opposés. En face de ces régions, le cambium cesse rapidement de produire du bois, il se forme ainsi quatre vallécules remplies de liber entre les quatre massifs ligneux riches en vaisseaux. C'est dans ce bois dépourvu de vaisseaux que les premières ruptures vont se faire, mais les auteurs ont émis des hypothèses différentes quant à leurs causes et à l'origine du parenchyme de dilatation.

SCHENCK a d'abord formulé la théorie de la délignification (1893, p. 239 et 240). M^{lle} TCHOUPROFF la résume ainsi : « la région du bois, fortement distendue par l'accroissement de la masse des tissus médullaires, perd sa lignification suivant des lignes radiales où la tension est maximum. Les

cellules délignifiées reviennent à la vie active, s'accroissent, se cloisonnent et forment ainsi un parenchyme de dilatation entre les parties du bois fractionné de cette manière » (TCHOUPROFF, p. 334).

GILG, aussitôt après, a critiqué cette théorie et a montré que l'éclatement du bois part du fond des vallécules du phloème. Par suite des pressions et des torsions auxquelles sont soumises les tiges des lianes, il se forme de nombreuses petites fentes dans le bois ; en face de ces points sans résistance, le cambium entre en division active et, prenant point d'appui sur les bords de la fente, pénètre sous forme de coin dans le bois jusqu'à la moelle. Cet auteur insiste sur deux points : 1° le tissu de dilatation provient uniquement du cambium externe (p. 357).

2° L'éclatement du bois n'est pas dû à l'accroissement des tissus médullaires, car l'apparition des faisceaux inverses est postérieure à cet éclatement, le cambium qui leur donne naissance provenant du cambium externe dans le cas d'*Afromendonia* (p. 363).

WARBURG critique, lui aussi, la théorie de la délignification et pense, comme GILG, que le cambium externe pénètre dans des fentes du bois provoquées par des facteurs externes.

A la suite de ces critiques, SCHENCK a repris l'étude de ses matériaux et a admis que le parenchyme de dilatation ne se forme pas sur place, mais vient du cambium externe ou de la moelle par une fente préexistante. La force qui produit la rupture du bois axial réside dans la croissance des faisceaux médullaires.

M^{lle} TCHOUPROFF a nié, à son tour, la théorie de la délignification en étudiant les bords des ruptures qui « peuvent être aussi irréguliers, aussi déchiquetés que l'on veut, toujours l'un d'entre eux répète en creux ce que l'autre donne en saillie, et, si on se représente les parties du bois fractionné appliquées l'une à l'autre, on aura reconstitué sa masse tout entière. S'il manque alors une cellule, ou un nombre quelconque d'entre elles, on les retrouve aussitôt dans le tissu mou de la rupture, et on les voit parfaitement bien conservées, sans aucune trace de la délignification » (p. 364). Ses matériaux (tiges d'âge variable de *Mendonia*) prouvent « que les causes des fractionnements primaires résident non seulement dans la formation de faisceaux médullaires, mais dans la poussée intense du tissu vivant aux deux limites du bois... Dans la plupart des cas, c'est par la pénétration des tissus vivants dans la région du bois distendue et affaiblie que les ruptures se produisent ». Le « parenchyme de dilatation » peut venir aussi bien de la moelle que de la périphérie et on peut le considérer comme un cal (p. 365).

Plus tard, en 1927, NIESEMANN a voulu comparer les genres *Mendonia* et *Afromendonia*. Il l'a fait sur une seule espèce de chacun d'entre eux : *Mendonia Velloziana* Mart. et *Afromendonia Lindaviana* Gilg. Ces espèces avaient déjà été étudiées par les auteurs cités précédemment, mais NIESEMANN a fait des observations tout à fait différentes des leurs dans le cas d'*Afromendonia*. Voici ses conclusions :

1° Le méristème secondaire prend bien naissance dans la moelle. Il apparaît, chez *Mendonia*, avant le déchirement de l'anneau axial et après

celui-ci, chez *Afromendonia*. Chez *Mendonia* les cloisonnements sont immédiatement au contact du bois, tandis que, chez *Afromendonia*, les cellules cambiales sont séparées du bois par plusieurs cellules de moelle.

2° L'éclatement de l'anneau ligneux a comme origine principale les conditions externes : les torsions et les flexions de la tige. Les causes internes du déchirement sont les allongements différents du bois et du tissu mou provoqués par les variations d'humidité et la tension tangentielle due au développement des flancs du bois périaxial.

3° Chez *Mendonia*, le cambium pérимédullaire forme des faisceaux inverses avant l'éclatement du bois axial. Chez *Afromendonia*, l'écartement des faisceaux provoque parfois des déchirures de la moelle, il y a alors formation d'un cambium, mais il donne uniquement naissance à du tissu de remplissage, jamais à des faisceaux.

4° Les initiales de dilatation qui pénètrent dans les fentes du bois proviennent du parenchyme non lignifié du fond des sillons libériens ou de la moelle. Ce tissu de dilatation ne provoque jamais d'éclatement, il remplit seulement les lacunes préexistantes.

5° Le bois périaxial se divise à nouveau plus tard chez *Mendonia* et il se forme de nombreux faisceaux tandis que, chez *Afromendonia*, aucune autre fragmentation du bois n'intervient après la séparation des quatre faisceaux.

6° Parfois, chez *Afromendonia*, la déchirure du bois est accompagnée de celle de l'écorce. Les deux anneaux mécaniques externe et interne prolifèrent alors pour entourer complètement chaque faisceau. Il se forme ainsi deux ou quatre nouvelles tiges dans lesquelles la moelle a une position excentrique.

SCHENCK (p. 225) a remarqué que les racines de *Mendonia Velloziana* présentent la même anomalie que les tiges : déchirure du bois et formation de faisceaux inverses. Il en conclut que ces structures ne sont pas en liaison avec le port grimpant, elles sont transmises du tronc à la racine, à supposer qu'elles aient apparu d'abord dans le tronc et qu'ayant quelque utilité pour la plante elles se soient transmises à la racine. Mais il se peut que la structure anormale ait apparu d'abord dans la racine, qui est un organe de réserves, et qu'à partir de celle-ci elle se soit étendue au tronc où elle se serait conservée et développée si elle apportait une modification avantageuse.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nous avons récolté *Afromendonia iodoides*, liane sarmenteuse des forêts hygrophiles dont les tiges atteignent 50 mm de section. Nous avons fait aussi quelques observations sur une liane sous-ligneuse, *Thunbergia grandiflora* (1). Ces deux lianes ont une structure anormale.

(1) *Thunbergia grandiflora* n'est pas une espèce naturelle de la Côte-d'Ivoire, mais elle y a été introduite comme plante ornementale et nous l'avons observée rapidement pour contrôler les théories émises à propos des *Thunbergia*.

1° *Afromendonia iodoides* S. Moore. — Parmi les axes aériens de cette liane, certains, enroulés autour d'un support ou tendus entre une branche et le sol, ont un rhytidome lisse ; d'autres, jamais volubiles, mais fixés aux précédents, se laissent pendre jusqu'au sol et ont un rhytidome épais, spongieux, à crevasses longitudinales profondes. Des coupes anatomiques ont montré que les premiers sont des tiges, les seconds des racines.

a. STRUCTURE DES TIGES. — Les tiges de cette espèce ont été décrites en détail au cours de l'étude des « tiges à bois dispersé » (fig. 35 à 53). Nous rappellerons, cependant, les principaux caractères de leur évolution pour mettre en relief ce que nos observations ont apporté de nouveau dans la connaissance du genre *Afromendonia*.

1. Le cambium médullaire apparaît bien avant la fragmentation de l'anneau ligneux axial.

2. Il est dû à des cloisonnements de cellules bien différenciées de la périphérie de la moelle, et en contact avec le parenchyme fasciculaire.

3. Ce cambium donne naissance à plusieurs petits massifs libéro-ligneux inverses qui se réunissent pour former quatre gros faisceaux disposés en face de chacun des angles de la tige.

4. Les causes principales des déchirures sont internes : des cellules d'un rayon s'allongent tangentiellement, ce qui entraîne la disjonction ou la déchirure des cellules voisines. Les mouvements auxquels sont soumises les tiges peuvent avoir une influence sur l'apparition des fentes.

5. Dès la fissuration du bois, les cellules voisines des rayons et du parenchyme ligneux s'allongent dans la fente et se cloisonnent en perdant leur lignine. Il intervient donc bien un processus de délignification pour ces cellules qui avaient conservé leur contenu vivant.

6. Ces deux phénomènes, mécanique d'une part (disjonction et déchirure de cellules), vital d'autre part (allongement et divisions cellulaires accompagnés de délignification), agissent presque simultanément, l'un et l'autre ayant alternativement le premier rôle suivant l'instant considéré au cours du développement.

7. Lorsqu'une fente parvient au contact du cambium médullaire ou au fond du sillon libérien, ces tissus parenchymateux se divisent activement et participent au remplissage de la fente.

8. Ces tissus « de remplissage » sont aussi, et surtout des tissus « de dilatation », car la puissance d'expansion de leurs cellules entraîne l'élargissement continu des fentes. Nous avons ainsi décrit un « parenchyme tangentiel » et un « parenchyme radial » qui prennent un très grand développement entre les massifs ligneux.

9. Le nombre des points de fissuration est de quatre à l'origine, mais des fragmentations se produisent aussi dans les quatre ailes du bois périaxial. Contrairement à ce qu'a observé NIESEMANN chez *A. Lindaviana*, le nombre des fragmentations chez *A. iodoides* est donc très supérieur à quatre.

10. D'autres faisceaux inverses se produisent entre les premiers formés

et l'anneau axial. Dans les tiges très âgées, de nouveaux faisceaux apparaissent aussi à la périphérie.

b. STRUCTURE DES RACINES. — Nous avons vu qu'il existait des racines aériennes très longues, ce sont elles que nous étudierons d'abord.

Racines aériennes. — La très jeune racine de 2 mm (fig. 151) est entourée de poils absorbants. Son tissu cortical est très volumineux par rapport au cylindre central, ce qui est le caractère normal d'une jeune racine. L'endoderme est facilement reconnaissable, le péricycle est cellulosique. Neuf massifs criblés sont doublés, sur leur face interne, de massifs fibreux et alternent avec neuf faisceaux vasculaires à différenciation centripète. Quelques vaisseaux intermédiaires et superposés commencent à élargir ces faisceaux ; plus tard, ils forment un anneau lignifié primaire continu, puis du bois et du liber apparaissent sur le bord externe de cet anneau. Ces faisceaux libéro-ligneux secondaires sont séparés les



FIG. 151. — Schéma de la coupe transversale du cylindre central d'une racine aérienne de 2 mm d'*Afromendonia iodoides* (Acanthacées). ($\times 42$.)



FIG. 152. — Schéma de la coupe transversale d'une racine aérienne de 3 mm d'*Afromendonia iodoides*. Les vaisseaux alternes sont représentés en noir ; ils sont réunis (vers l'intérieur) par des vaisseaux intermédiaires et superposés (hachures) et séparés par les massifs libéro-ligneux secondaires.

uns des autres par les vaisseaux alternes et ils gardent toujours leur individualité. Ainsi, la racine de 3 mm (fig. 152) comprend un certain nombre de faisceaux recouverts par les ilots de fibres déjà rencontrés dans la racine plus jeune. Ces massifs libéro-ligneux secondaires sont réunis à la base par les vaisseaux intermédiaires et superposés dont l'anneau commence parfois à se briser (anneau hachuré de la fig. 152). Le péricycle est toujours cellulosique et du liège se développe à l'extérieur de la racine.

Au cours du vieillissement de la racine, le liège prend un développement considérable. Le cylindre central s'accroît aussi beaucoup, tandis que l'épaisseur de l'écorce ne varie pas. Le péricycle se sclérifie et devient semblable à celui de la tige. Dans un échantillon de 6 mm (fig. 153), le

cylindre central est limité par un anneau sclérifié continu. Le bois et le

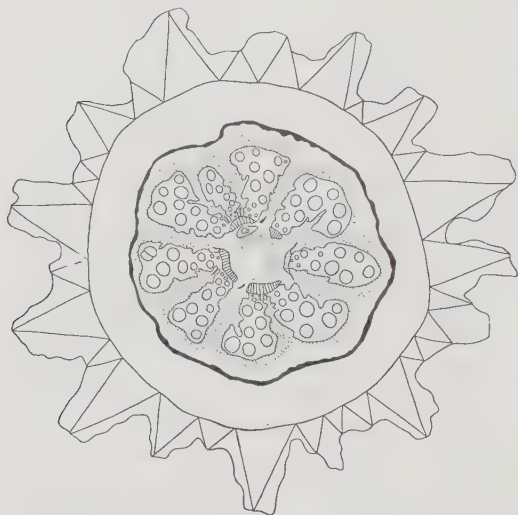


FIG. 153. — Schéma de la coupe transversale d'une racine aérienne de 6 mm d'*Afromendocia iodoides*. Les traces des vaisseaux alternés sont encore visibles. L'anneau des vaisseaux intermédiaires et superposés (hachures) s'est brisé. Sur sa face interne ont apparu des massifs libéro-ligneux inverses dont un seul a le bois développé.

liber sont répartis en neuf faisceaux entre lesquels on aperçoit toujours les neuf faisceaux centripètes. L'anneau lignifié primaire s'est brisé en plusieurs segments au moment de l'apparition d'une zone cambiale péri-médullaire. En effet, la moelle de la racine de 6 mm est presque entièrement entourée de cambium et de liber, le bois de l'un des faisceaux inverses y est même déjà différencié (fig. 153). Dans la formation du bois secondaire, les cellules cambiales de la marge de chaque faisceau externe perdent leur activité par paliers successifs d'où l'aspect en dents de scie des bords des massifs ligneux (fig. 153) et la présence de liber sur toute leur longueur.

Mais, en même temps, par suite de divisions radiales de ses cellules, le cambium de chaque faisceau s'allonge progressivement dans le sens tangentiel, le bois qu'il forme s'étale donc latéralement. Ce phénomène devient de plus en plus important au cours du vieillissement de la racine : ce cambium à allongement continu forme de nouvelles ailes de bois repliées sur les flancs du bois plus ancien (fig. 154).

Dans la racine âgée, de 15 mm (fig. 154), le bois est dissocié en de nombreux fragments dispersés dans le parenchyme. Des faisceaux sont orientés normalement, d'autres sont inverses, comme dans la tige. Le péricycle est un anneau sclérifié continu. Le parenchyme cortical est formé par de grandes cellules arrondies. Le liège, très épais, est constitué par de grandes cellules rectangu-

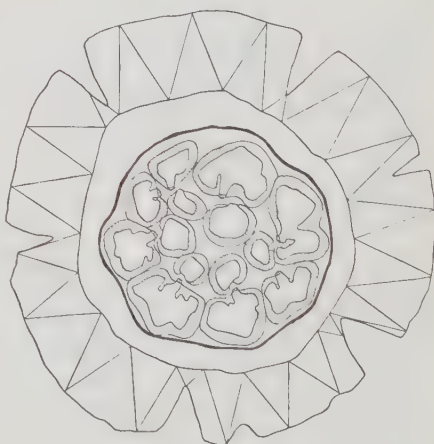


FIG. 154. — Schéma de la coupe transversale d'une racine aérienne de 15 mm d'*Afromendocia iodoides*.

laïres, allongées radialement et à parois minces. Extérieurement, il est sillonné d'entailles longitudinales très profondes dont le fond touche au phelloderme. De ces crevasses émergent parfois des racines adventives. Dans cette tige, le liège est si développé que le diamètre réel des tissus vivants a seulement une valeur moitié du diamètre total de la racine.

Les étapes de la formation des faisceaux inverses médullaires et de la fragmentation du bois sont les mêmes que dans la tige. L'anneau ligneux de première formation de la tige est ici remplacé par un anneau primaire qui relie entre eux les pôles ligneux. Les formations secondaires sont discontinues dès l'origine. La fragmentation de l'anneau ligneux n'est pas due aux torsions, car ces racines aériennes ne sont jamais enroulées autour d'un support. Nous verrons d'ailleurs plus loin que les racines souterraines subissent les mêmes fragmentations et dispersion du bois. Il est donc probable que les mouvements extérieurs n'interviennent pas non plus dans l'établissement de la structure des tiges.

Dans ces racines, le parenchyme tangentiel, qui se développe entre les différents arcs de l'anneau ligneux primaire et les éloigne l'un de l'autre, est moins développé que le tissu correspondant de la tige : il est composé d'une seule rangée de cellules, parfois deux. Suivant les niveaux, ce parenchyme provient soit d'un



FIG. 155. — Schéma de la coupe transversale d'une racine souterraine de 9 mm d'*Afromendonia iodoides*.

rayon dont les cellules se sont hypertrophiées, délignifiées et divisées en écartant les cellules ligneuses et provoquant ainsi des fentes aux niveaux voisins ; soit de cellules cambiales médullaires qui s'allongent dans les fissures du bois. Ces cellules plates se clivent, s'agrandissent et contribuent à l'élargissement de la fente. Le cambium médullaire se prolonge dans le parenchyme de la fissure, les clivages gagnent de proche en proche au-delà de cette fissure vers l'extérieur et rejoignent le cambium normal. Les faisceaux ligneux sont ainsi entièrement entourés de cambium et de liber (fig. 154). Ils s'écartent progressivement au cours de la croissance de la racine ; les cellules des rayons libériens s'hypertrophient alors, se rejoignent entre les faisceaux et constituent le parenchyme radial.

Racines souterraines. — L'évolution des racines souterraines est la même que celle des aériennes. Il existe seulement des différences dans l'importance relative des divers tissus. Dans la racine de 9 mm (fig. 155), le liège

est très peu épais (une dizaine d'assises cellulaires). Le parenchyme cortical est plus épais que dans la racine aérienne. Le péricycle est un anneau sclérifié continu. Entre les faisceaux libéro-ligneux, les parenchyms radial et tangentiel sont beaucoup plus développés que dans les racines aériennes.

Il existe donc deux types de racines dont l'anomalie de structure est identique à celle des tiges :

1. Le bois périaxial se forme d'une manière discontinue sur un anneau ligneux (primaire chez les racines, en partie secondaire dans les tiges).

2. Les cloisonnements de la moelle donnent naissance à des faisceaux inverses, tandis que l'anneau primaire se fragmente.

3. Il se produit alors une séparation de tous les faisceaux vasculaires périaxiaux qui s'entourent presque entièrement de liber et sont écartés les uns des autres par la croissance rapide de parenchyme radial et tangentiel.

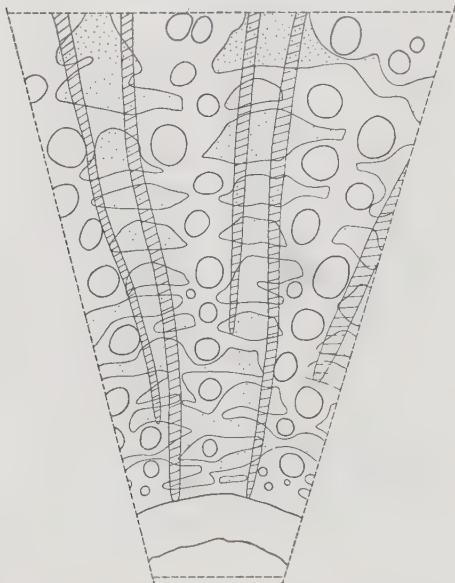


FIG. 156. — Schéma d'un fragment de coupe transversale de tige de *Thunbergia grandiflora* (Acanthacées). Les vaisseaux sont groupés en faisceaux réunis par des ponts ligneux à travers le parenchyme. ($\times 20$.)

Il existe, cependant, quelques différences entre les racines et les tiges :

1. La présence de faisceaux vasculaires centripètes permet d'identifier les racines.

2. Les faisceaux périaxiaux sont plus nombreux que dans la tige.

3. Il n'apparaît qu'une série de faisceaux inverses pérимédullaires.

Les différences principales entre les racines aériennes et souterraines sont dues au développement plus grand du tissu parenchymateux dans les racines souterraines et à l'hypertrophie du liège des racines aériennes.

2° *Thunbergia grandiflora*

Roxb. — Les rameaux de cette

liane sont décombants et non volubiles. Les tiges principales ne dépassent pas 15 mm de section.

Dans la jeune tige, il se forme un anneau continu de fibres de quelques cellules d'épaisseur. Puis le bois se développe en faisceaux isolés au-dessus de chaque pôle ligneux primaire (fig. 156). Ce bois, à gros vaisseaux, est riche en parenchyme cellulosique. Entre ces faisceaux, le cambium donne naissance, sur sa face interne, à du liber à différenciation centrifuge. Ce liber (fig. 157), traversé par des rayons cellulosiques, est constitué par du parenchyme et des tubes criblés d'un gros calibre. Les tubes criblés sont groupés en zones tangentielles séparées par des zones fibreuses dont les cellules.

sont identiques à celles du bois voisin. Au sein même des faisceaux ligneux, le cambium produit aussi, parfois, du liber entièrement entouré de bois. Ce liber a la même constitution que le liber interfasciculaire. Après un certain temps de fonctionnement anormal, le cambium donne à nouveau du bois qui recouvre l'îlot libérien (fig. 158).

Outre ces quelques inclusions libériennes, le bois est composé de gros vaisseaux entourés de quelques cellules lignifiées en disposition aliforme qui pointent dans le liber et même se rejoignent d'un faisceau au voisin au moyen des bandes fibreuses tangentielles qui traversent le liber.

Le cambium demeure un cercle continu autour des formations libéro-ligneuses qu'il produit presque exclusivement sur sa face interne. Sa face externe donne naissance à un tissu très peu épais composé uniquement de parenchyme en face du liber, et de parenchyme mêlé à quelques fibres et à des tubes criblés très rares et de petit calibre, en face du bois.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

L'*Afromendonia iodoides* n'avait encore fait l'objet d'aucune observation anatomique. L'étude de ses tiges et de ses racines aériennes et souterraines

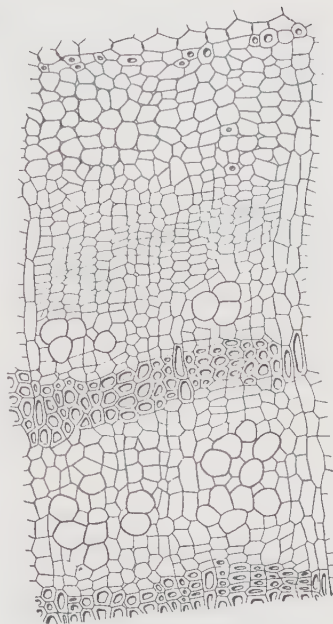
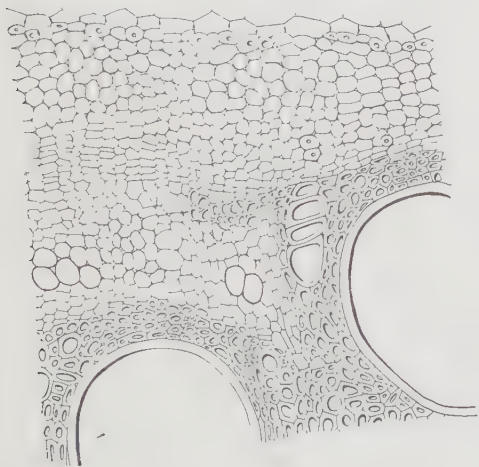


FIG. 157. — Détail d'un fragment de coupe transversale d'une tige de *Thunbergia grandiflora*. Les plages du liber interfasciculaire à différenciation centrifuge sont séparées par des zones tangentielles de fibres. De haut en bas : péri-cycle, parenchyme, cambium, liber, fibres ligneuses, liber, fibres ligneuses. ($\times 100$.)

a montré que l'évolution de l'anomalie n'est pas influencée directement par les agents extérieurs, puisque la répartition du bois et du liber se fait suivant le même processus dans les deux cas.

L'évolution de cette espèce est différente de celle d'*Afromendonia Lindaviana* telle que la décrit *Niesemann* (1927). Cet auteur, étudiant *Mendonia Vello-*

FIG. 158. — Détail d'une autre partie de la même coupe montrant le recouvrement de l'îlot libérien à différenciation centrifuge, par un pont ligneux. ($\times 100$.)

ziana et *Afromendonia Lindaviana* étend aux deux genres les conclusions qu'il a tirées de la comparaison des deux espèces, or l'*Afromendonia iodoides* a une évolution très voisine de celle de *Mendonia*.

L'observation des tiges de *Thunbergia grandiflora* nous a permis de nous rallier à la théorie énoncée en dernier lieu par *Mullenders* (1947) : le liber, à différenciation centrifuge, est produit sur la face interne du cambium. En fait, nous admettons que le bois et le liber ont une disposition alterne avec interpénétration des deux tissus. Dans ce type d'anomalie, la zone cambiale libéro-ligneuse reste toujours circulaire et continue, nous admettons cependant qu'il s'agit d'une structure anormale à cause de la polarité du fonctionnement de ce cambium.

19° Rubiacées.

I. — HISTORIQUE.

CRUGER (1851) a décrit des tiges à bois sillonné dans les genres *Sabicea* et *Manettia*.

Des faisceaux ont été cités dans l'écorce des tiges et des racines de *Chiococca racemosa* et des anneaux concentriques libéro-ligneux chez *Basanacantha asperifolia* et *Rhabdodendron* (RECORD, 1933).

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Deux des espèces observées sont des lianes sarmenteuses (*Mussaenda Chippii* Wernham et *Mussaenda tristigmatica* Cummins). Les tiges, fortement tordues sur elles-mêmes, sont formées par quatre lobes arrondis. Leur structure appartient à la première famille des structures anormales.

La famille des Rubiacées comprend encore, en Afrique occidentale, d'autres espèces ligneuses lianescentes : *Morinda confusa* Hutch. et *Morinda longiflora* G. Don ; *Atractogyne bracteata* A. Chev. Les tiges de ces trois espèces sont cylindriques et présentent une structure normale.

RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE

Dans cette deuxième partie, nous avons étudié l'accroissement en épaisseur des tiges et des racines de trente et une familles de lianes ligneuses de la forêt dense éburnéenne. Douze d'entre elles ont des tiges à structure anatomique normale ou proche de la normale. Les autres renferment des espèces à structures anormales variées, mais comprennent aussi des genres ou des espèces sans anomalies qui sont généralement des lianes aux tiges peu épaisses.

Quelques anomalies sont identiques à celles décrites dans la première

partie, mais beaucoup d'autres présentent des variations par rapport au type correspondant. Avant de donner la liste des espèces qui peuvent être insérées dans chaque groupes structural, nous résumerons les diverses variations possibles.

1. — Tiges sillonnées : 2^e type.

- a.* Sillons très peu profonds.
- b.* Sillons irréguliers semblables au type.
- c.* Sillons très réguliers.
- d.* Sillons profonds avec déchirure tardive les réunissant à travers la moelle, mais l'évolution n'est pas poussée plus loin.

2. — Tiges ponctuées : 3^e type.

Des tiges, dont l'aspect macroscopique des sections est semblable, peuvent avoir des développements très différents : les ilots libériens se forment par différenciation normale centripète ou par différenciation centrifuge. Les ilots centrifuges sont parfois groupés en zones tangentielles ou radiales. Quoiqu'il s'agisse, dans ce cas, de zones libériennes, elles sont cependant incluses dans le bois, ce qui est tout à fait différent de la formation des anneaux libéro-ligneux concentriques du type suivant.

Parmi les espèces à ilots centripètes, certaines présentent un mode de recouvrement de l'ilot un peu différent de celui décrit comme type : en effet, le cambium n'apparaît pas le premier au-dessus du massif libérien à inclure, mais des cellules lignifiées se différencient d'abord et les cloisonnements cambiaux se produisent ensuite sur leur face externe. Dans ce cas, les premiers ilots apparus dans la jeune tige sont souvent réunis en une zone tangentielle analogue aux zones libériennes décrites dans le quatrième type.

Ces divers sous-types peuvent être classés ainsi :

- a.* Ilots libériens à différenciation centripète.
- b.* Ilots à différenciation centripète, mais à cambium de recouvrement apparu après les premières cellules lignifiées.
- c.* Ilots isolés à différenciation centrifuge.
- d.* Ilots à différenciation centrifuge groupés en zones tangentielles.
- e.* Ilots à différenciation centrifuge groupés en zone radiales.

3. — Tiges à anneaux concentriques : 4^e type.

Les anneaux libéro-ligneux peuvent avoir des structures différentes :

- a.* Anneaux continus et lobés. Le bois renferme des rayons étroits.
- b.* Anneaux continus, et parfaitement circulaires. Le bois renferme des rayons étroits.

c. Anneaux continus mais traversés par des rayons très larges qui fragmentent le liber en îlots séparés.

d. Anneaux à cambium toujours continu, mais constitués par des faisceaux nettement isolés.

e. Le premier anneau est produit par une zone cambiale continue, les suivants sont composés de massifs libéro-ligneux séparés qui naissent à partir d'arcs cambiaux plus ou moins éloignés les uns des autres.

f. Même formation que dans le cas e, mais la tige est nettement aplatie, car les faisceaux se produisent surtout aux deux extrémités d'un diamètre.

4. — Tiges à bois déchiré : 5^e type.

Aucune espèce n'a un développement identique à celui de la tige d'*Iodes liberica* (Icacinacées) choisie pour la description de cette structure. La déchirure du bois se manifeste parfois dans des tiges sillonnées qui se classent aisément dans le deuxième type, malgré la présence de petits faisceaux médullaires. Dans d'autres axes, la fragmentation n'est pas accompagnée de l'apparition de faisceaux médullaires. La simple déchirure du bois sans grande dispersion des faisceaux nous incite, cependant, à classer ces structures dans le cinquième type. Mais il est nécessaire de distinguer trois sous-types :

- a. Bois déchiré sans faisceaux médullaires.
- b. Bois déchiré et faisceaux médullaires.
- c. Bois profondément sillonné, puis déchiré. Faisceaux médullaires.

5. — Tiges à bois dispersé : 6^e type.

Cette structure correspond à la présence, sur la surface de coupe, de nombreux faisceaux séparés les uns des autres et à orientations variées. De tels faisceaux existent chez *Afromendonia iodoides* (Acanthacées) choisi comme type, et dans lequel ils sont dus à la fragmentation du bois axial et périaxial et à l'apparition de faisceaux inverses, ce qui est la plus grande complication de la structure. Mais les faisceaux peuvent aussi être dispersés dans plusieurs directions par suite de l'apparition de faisceaux directs et inverses isolés les uns des autres ou par dispersion du bois périaxial sans fragmentation de l'anneau axial. Il existe donc, ici aussi, trois sous-types :

- a. Plusieurs niveaux de faisceaux dont des faisceaux inverses.
- b. Bois périaxial déchiré en fragments noyés dans du parenchyme et faisceaux inverses.
- c. Bois périaxial et axial déchirés en fragments noyés dans du parenchyme et faisceaux inverses.

Les tableaux suivants résument les observations faites sur les lianes.

Les lianes sont réparties en douze catégories correspondant à la structure normale et aux sept types principaux. Dans chaque groupe, les familles

sont classées suivant l'ordre adopté au cours de ce travail (1); et, au sein de la famille, les genres et espèces sont par ordre alphabétique.

Dans la colonne de droite de ce tableau, les divers sous-types sont indiqués par des lettres tels qu'ils viennent d'être définis. Les chiffres de la colonne voisine indiquent le type biologique des plantes considérées.

Nous classerons les lianes suivant une nomenclature inspirée de celle, classique, de RAUNKIAER, complétée par celle qu'a proposée LEBRUN (1937) pour les lianes des forêts du Congo belge ; nous expliciterons même cette dernière en distinguant les espèces dont la tige demeure toujours grêle (diamètre inférieur à 3 cm : *lianes sous-ligneuses*) de celles dont la tige peut atteindre un diamètre considérable (supérieur à 3 cm et jusqu'à 30 cm au moins chez certaines espèces : *lianes ligneuses*). Ces dernières, qui s'élèvent jusqu'au sommet des arbres les plus élevés (tiges hautes de 40 mètres et plus), sont des *mégaphanérophytes*, tandis que les premières, dont la tige n'atteint généralement pas d'aussi grandes longueurs, sont des *mésophanérophytes* (tiges longues de 8 à 30 m) ou des *microphanérophytes* (tiges longues de 2 à 8 mètres). Comme les plantes *herbacées* grimpantes sont exclues du cadre de ce travail, nous les avons généralement négligées (sauf dans trois cas où il était intéressant de les comparer aux espèces voisines).

Nous distinguons ainsi les onze types biologiques suivants :

1. PHANÉROPHYTES LIANESCENTS HERBACÉS.

PHANÉROPHYTES LIANESCENTS LIGNEUX.

Lianes sous-ligneuses (diamètre de la tige n'excédant pas 3 cm).

2. — Lianes sarmenteuses.
3. — Lianes à vrilles.
4. — Lianes volubiles.

Lianes ligneuses (diamètre de la tige supérieur à 3 cm).

5. — Lianes sarmenteuses à rameaux non irritables.
6. — — sarmenteuses à rameaux irritables.
7. — — grappinantes épineuses.
8. — — grappinantes à crochets.
9. — — à vrilles.
10. — — volubiles.
11. — — épiphytes.

Certaines espèces, dont les tiges se rattachent nettement à deux structures différentes, sont citées deux fois et, dans ce cas, leur nom est précédé du signe *.

(1) Classification d'ENGLER (1903).

TABLEAU DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Familles dont toutes les espèces étudiées sont normales.

		TYPE BIOLOGIQUE.
		—
ANONACÉES.	<i>Artabotrys insignis</i> Engl. et Diels	8
	<i>Uvaria</i> sp.	8
MYRISTICACÉES.	<i>Pycnanthus Dinklagei</i> Warb.	10
(CÆSALPINIACÉES) (1).	<i>Bandeiræa simplicifolia</i> Benth.	8
LINACÉES.	<i>Hugonia platysepala</i> Welw.	8
(EUPHORBIACÉES).	<i>Dalechampia ipomoeæfolia</i> Benth.	1
	<i>Manniophyton africanum</i> Muell. Arg.	2
RHAMNACÉES.	<i>Ventilago africana</i> Excell.	3
TILIACÉES.	<i>Grewia africana</i> Mast.	10
(DILLÉNIACÉES).	<i>Tetracera potatoria</i> Afz.	10
ANCISTROCLADACÉES.	<i>Ancistrocladus abbreviatus</i> Airy Shaw.	8
(VERBÉNACÉES).	<i>Clerodendron capitatum</i> Schum. et Thonn.	2

Structure normale dans des familles renfermant des espèces anormales.

		TYPE BIOLOGIQUE.
		—
POLYGONACÉES (2).	<i>Afrobrunnichia erecta</i> Hutch. et Dalz.	9
CONNARACÉES.	<i>Agelæa obliqua</i> Baill.	5
	<i>Manotes longiflora</i> Bak.	5
	<i>Spiroretum heterophyllum</i> Gilg.	5
MIMOSACÉES.	<i>Acacia ataxacantha</i> D. C.	7
PAPILIONACÉES.	<i>Dalbergia saxatilis</i> Hook. f.	5
MALPIGHIACÉES.	<i>Acridocarpus</i> sp.	5
	<i>Banisteria leona</i> Cav.	5
HIPPOCRATÉACÉES.	<i>Hippocratea myriantha</i> Oliv.	6
	<i>Hippocratea</i> sp.	6
PASSIFLORACÉES.	<i>Adenia lobata</i> Engl.	9
	<i>Adenia Kontiensis</i> A. Chev.	9

(1) Les familles entre parenthèses sont celles dans lesquelles PREIFFER (1926) a cité des structures anormales, mais qui ne correspondent pas toujours à des lianes.

(2) Nous n'avons pas placé les Polygonacées dans les familles sans anomalies, car nous avons rencontré une liane à structure anormale (structure 4 e) qu'il a été impossible de déterminer, mais qui pourrait être un *Afrobrunnichia*.

		TYPE BIOLOGIQUE.
		—
COMBRÉTACÉES.	<i>Combretum comosum</i> G. Don.	5
	<i>Combretum grandiflorum</i> G. Don.	5
	<i>Combretum paniculatum</i> Vent.	5
	<i>Combretum racemosum</i> P. Beauv.	5
LOGANIACÉES.	<i>Strychnos Afzelli</i> Gilg.	8
	<i>Strychnos Lecomtei</i> A. Chev.	8
	<i>Usteria guineensis</i> Willd.	10
APOCYNACÉES.	<i>Holalafia</i> sp.	5
	<i>Landolphia hirsuta</i> (Hua) A. Pich.	9
	<i>Landolphia membranacea</i> .	3
	<i>Oncinotis gracilis</i> Stapf.	10
	<i>Strophanthus hispidus</i> A. P. D. C.	5
ASCLÉPIADACÉES.	<i>Pergularia extensa</i> N. E. Br.	4
	<i>Secamone myrtifolia</i> R. Br.	4
RUBIAGÉES.	<i>Atractogyne bracteata</i> A. Chev.	5
	<i>Morinda confusa</i> Hutch.	5
	<i>Morinda longiflora</i> G. Don.	5

Structures différentes du type dicotylé, mais normales.

PIPÉRACÉES.	<i>Piper guineense</i> Schum. et Thonn.	11
MÉNISPERMACÉES.	<i>Rhigiocarya peltata</i> .	5
	<i>Rhigiocarya racemifera</i> Miers.	5
	<i>Stephania Dinklagei</i> Diels.	5
COMPOSÉES.	<i>Mikania scandens</i> var. <i>laxa</i> A. Chev.	4

Type 1 A : tiges aplaties.

URTICACÉES.	<i>Urera obovata</i> Benth.	11
ARISTOLOCHIACÉES.	<i>Pararistolochia Mannii</i> (Hook. f.) Keay.	5
	<i>Pararistolochia flos-avis</i> Hutch. et Dalz.	5
PAPILIONACÉES.	* <i>Milletia hirsuta</i> Dunn.	10
AMPÉLIDACÉES.	* <i>Cissus aralioides</i> Planch.	10
	<i>Cissus</i> sp.	10
	* <i>Cissus petiolata</i> Hook.	10
	<i>Cissus polyantha</i> Gilg et Brandt.	10
	<i>Cissus Afzelii</i> Gilg et Brandt.	10
APOCYNACÉES.	<i>Landolphia owariensis</i> Beauv.	9

Type 1 B : tiges lobées.

MIMOSACÉES.	<i>Acacia pennata</i> Willd.	7
COMBRÉTACÉES.	<i>Combretum dolichopetalum</i> Engl. et Diels.	2
RUBIACÉES.	<i>Mussænda Chippii</i> Wernham.	2
	<i>Mussænda tristigmatica</i> Cummins.	2

Type 2 : tiges sillonnées.

		TYPE BIOLOGIQUE.	Sous-TYPE STRUCTURAL.
PAPILIONACÉES.	<i>Centrosema plumieri</i> Benth.	1	b
MALPIGHIACÉES.	<i>Triapsis odorata</i> A. Juss.	2	a
HIPPOCRATÉACÉES.	<i>Hippocratea</i> sp.	6	b
	<i>Hippocratea</i> sp. aff. <i>clematoides</i> .	6	b
	<i>Hippocratea vignei</i> Hoyle.	6	a
	<i>Hippocratea Rowlandii</i> Loes.	6	b
	<i>Hippocratea africana</i> (Willd) Loes.	6	b
	<i>Salacia alpestris</i> A. Chev.	6	d
	<i>Salacia bipindensis</i> Loes.	6	b
ICACINACÉES.	<i>Neostachyanthus occidentalis</i> Keay et Miège.	2	c
	* <i>Pyrenacantha Mangenotiana</i> J. Miège.	10	c
	<i>Pyrenacantha Klaineana</i> .	10	c
	<i>Pyrenacantha</i> sp.	4	c
PASSIFLORACÉES.	<i>Crossostemma laurifolium</i> Planch.	3	b
CONVOLVULACÉES.	<i>Bonamia cymosa</i> Hall. f.	5	a
	* <i>Neuropeltis acuminata</i> Benth. et Hook.	10	d
	* <i>Neuropeltis prevostiioides</i> G. Mang.	10	d
	* <i>Prevostea parviflora</i> G. Mang.	10	d

Type 3 : tiges ponctuées.

A. — Ilots à différenciation centripète.

HIPPOCRATÉACÉES.	<i>Salacia Zenkeri</i> Loes.	6	b
	<i>Salacighia malpighioides</i> Loes.	6	b
LOGANIACÉES.	<i>Strychnos aculeata</i> Solered.	8	a
	<i>Strychnos Cooperi</i> Hutch. et M. B. Moss.	8	a
	<i>Strychnos densiflora</i> Baill.	8	a
	<i>Strychnos Dinklagei</i> Gilg.	8	a
	<i>Strychnos littoralis</i> A. Chev.	8	a
	<i>Strychnos nigritana</i> Baker.	8	a

B. — Ilots à différenciation centrifuge.

PAPILIONACÉES.	* <i>Mucuna pruriens</i> D. C.	4	c
	* <i>Milletia hirsuta</i> Dunn.	10	d
ACANTHACÉES.	<i>Thunbergia grandiflora</i> Roxb.	10	e

Type 4 : tiges à anneaux concentriques.

		TYPE BIOLOGIQUE.	SOUS-TYPE STRUCTURAL.
		—	—
MÉNISPERMACÉES (1).	<i>Tiliacora macrophylla</i> Diels.	5	<i>d</i>
	<i>Triclisia patens</i> Oliv.	5	<i>d</i>
CONNARACÉES.	<i>Agelæa trifolia</i> Gilg.	5	<i>b</i>
	<i>Agelæa</i> sp.	5	<i>e</i>
	<i>Connarus africanus</i> Lam.	5	<i>f</i>
	<i>Santaloides splendidum</i> (Gilg) Engl.	5	<i>f</i>
	<i>Spiropetalum heterophyllum</i> .	5	<i>b</i>
	<i>Spiropetalum Reynoldsii</i> .	5	<i>e</i>
PAPILIONACÉES.	* <i>Mucuna pruriens</i> D. C.	10	<i>e</i>
HIPPOCRATÉACÉES.	<i>Salacia</i> sp. aff. <i>lucida</i> Oliv.	6	<i>e</i>
	<i>Salacia owabiensis</i> Hoyle.	6	<i>e</i>
	<i>Salacia cornifolia</i> Hook. f.	6	<i>a</i>
	<i>Salacia Tshopænsis</i> de Willd.	6	<i>c</i>
	<i>Salacia</i> sp.	6	<i>e</i>
ICACINACÉES.	<i>Rhaphiostylis beninensis</i> Planch.	10	<i>d</i>
	<i>Rhaphiostylis cordifolia</i> Hutch. et Dalz.	10	<i>d</i>
	<i>Rhaphiostylis ferruginea</i> Engl.	10	<i>d</i>
PASSIFLORACÉES.	<i>Adenia cissampeloides</i> Harms.	9	<i>d</i>
	<i>Adenia</i> sp.	9	<i>e</i>
COMBRÉTACÉES.	<i>Combretum</i> sp.	5	<i>e</i>
	<i>Combretum</i> sp.	5	<i>e</i>

Type 5 : tiges à bois déchiré.

ICACINACÉES.	<i>Iodes liberica</i> Stapf.	9	<i>b</i>
	* <i>Pyrenacantha Mangenotiana</i> J. Miège.	10	<i>a</i>
AMPÉLIDACÉES.	* <i>Cissus aralioides</i> Planch.	10	<i>a</i>
	* <i>Cissus petiolata</i> Hook.	10	<i>a</i>
CONVOLVULACÉES.	* <i>Neuropeltis acuminata</i> Benth et Hook.	10	<i>c</i>
	* <i>Neuropeltis prevostiioides</i> G. Mang.	10	<i>c</i>
	* <i>Prevostea parviflora</i> G. Mang.	10	<i>c</i>

Type 6 : tiges à bois dispersé.

MALPIGHIACÉES.	<i>Flabellaria paniculata</i> Cav.	10	<i>b</i>
ICACINACÉES.	<i>Icacina Mannii</i> Oliv.	10	<i>a</i>

(1) Dans cette unique famille, le cambium est extérieur au péricycle.

		TYPE	SOUS-TYPE
		BIOLOGIQUE.	STRUCTURAL.
		—	—
CONVOLVULACÉES.	<i>Prevostea africana</i> Benth. et		
	Hook.	10	c
	<i>Prevostea Heudelotti</i> Hall. f.	10	c
ACANTHACÉES.	<i>Afromen doncia iodioides</i>		
	S. MOORE.	5	c

Type 7 : tiges à faisceaux périphériques.

SAPINDACÉES.	<i>Paullinia pinnata</i> Linn.	9
--------------	--------------------------------	---

Toutes les espèces à structure anormale peuvent donc être réparties en sept groupes suivant l'aspect de leurs anomalies. Les divers individus de chaque groupe présentent parfois entre eux des variations très importantes, mais des affinités anatomiques ont tout de même permis de les rapprocher, aussi faut-il considérer ces groupes comme sept familles de structures anormales, chaque individu ayant sa nature propre au sein de la famille.

TROISIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Dans les deux premières parties de l'exposé de nos recherches, nous avons considéré les lianes sous un angle anatomique : les tiges et les racines avaient-elles une structure normale, quel était l'aspect de chaque anomalie, et comment se faisait son évolution ? Les lianes étudiées étaient groupées par familles ordonnées suivant la classification d'ENGLER. Une famille renfermait parfois plusieurs anomalies tandis que la même structure se retrouvait dans diverses familles. Cette constatation conduit à se demander s'il existe des rapports entre la répartition des anomalies et la distribution systématique des espèces qui les présentent. Quoique les critères anatomiques n'aient pas présidé à l'élaboration des Ordres, Familles, Genres et Espèces, permettent-ils, dans certains cas, d'identifier l'un ou l'autre de ces groupes ?

Dans quelle mesure les anomalies, que nous avons observées, sont-elles propres aux lianes ? Des structures semblables existent-elles chez des plantes herbacées ou des arbres ?

Est-il possible de trouver la causalité de ces anomalies ?

Dans cette troisième partie, nous essaierons de répondre à ces questions.

CHAPITRE PREMIER

ANOMALIES ET TAXONOMIE

A. — Rapports entre la répartition des anomalies et la distribution systématique.

Les lianes récoltées sous la forêt dense d'Afrique Occidentale appartiennent à de nombreuses familles qui, dans le tableau suivant, sont groupées dans les ordres correspondants.

ORDRES.	FAMILLES.	ORDRES.	FAMILLES.
Pipérales	Pipéracées.	Rhamnales	Rhamnacées.
Urticales	Urticacées.		Ampélidacées.
Aristolochiales.	Aristolochiacées.	Malvales.....	Tiliacées.
Polygonales	Polygonacées.	Pariétales.....	Dilléniacées.
Ranales	Ménispermacées.		Ancistrocladacées.
	Anonacées.		Passifloracées.
	Myristicacées.	Myrtiflores	Combrétacées.
Rosales.....	Connaracées.	Contortées	Loganiacées.
	Mimosacées.		Apocynacées.
	Cæsalpiniacées.		Asclépiadacées.
	Papilionacées.	Tubiflores	Convolvulacées.
Géraniales	Linacées.		Verbénacées.
	Malpighiacées.		Acanthacées.
	Euphorbiacées.	Rubiales.....	Rubiacées.
Sapindales	Hippocratéacées.	Campanulales	Composées.
	Icacinacées.		
	Sapindacées.		

I. — RÉPARTITION DES LIANES.

La famille primitive des Aristolochiacées et les familles très évoluées des Acanthacées, Rubiacées (1), par exemple, possèdent les unes et les autres des espèces grimpanes.

Y a-t-il, cependant, prédilection de certains ordres pour les plus grosses espèces lianescentes ? La réponse à cette question est négative, car de très grosses lianes existent chez les Aristolochiales (*Pararistolochia flos-avis*, Aristolochiacées), Polygonales (*Afrobrunnichia erecta*, Polygonacées),

(1) Nous ne citons pas les Composées, car l'espèce décrite a des tiges très frêles.

Ranales (*Pycnanthus Dinklagei*, Myristicacées), Rosales (*Santaloides splendidum*, Connaracées), Géraniales (*Flabellaria paniculata*, Malpighiacées), Sapindales (*Ipacina Mannii*, Icacinacées), Malvales (*Grewia africana*, Tiliacées), Pariétales (*Tetracera potatoria*, Dilléniacées), Myrtiflores (*Combratum*, Combrétacées), Tubiflores (*Neuropeltis prevostioides*, Convolvulacées) (1). Des lianes puissantes sont donc réparties d'une extrémité à l'autres de la classification systématique.

II. — RÉPARTITION DES ESPÈCES A STRUCTURE NORMALE.

Les lianes à structure normale sont assez fréquentes, comme le prouvent les tableaux des pages précédentes. La croissance en épaisseur des tiges se fait donc normalement dans des espèces appartenant à de nombreuses familles depuis les Anonacées jusqu'aux Composées et n'a aucun rapport avec le degré d'évolution des pièces florales, critère utilisé pour la classification systématique. Aucune espèce anormale n'est encore connue chez les Anonacées, Myristicacées, Linacées, Rutacées, Rhamnacées, Tiliacées, Ancistrocladacées. Par contre, beaucoup d'autres familles renferment à la fois des genres normaux sur le plan anatomique et des genres anormaux ; les deux coexistent même, parfois, dans un même genre (parmi les *Strychnos*, par ex.).

III. — RÉPARTITION DES ANOMALIES.

1° **Dans les Ordres, Familles, Genres.** — *a. HOMOGÉNÉITÉ.* — Les anomalies de structure sont disséminées à travers de nombreux Ordres. Celui des Centrospermées est remarquablement homogène : les tiges et les racines sont constituées par des anneaux successifs de faisceaux séparés par du tissu conjonctif souvent resté à l'état cellulosique. Nous avons rencontré cette structure chez une Amarantacée, *Celosia laxa*, plante herbacée décombante. Elle est aussi présente chez *Bougainvillea spectabilis* (Nyctaginacées) liane sous-ligneuse décombante introduite en Côte-d'Ivoire et répandue comme plante ornementale à travers les régions méditerranéennes et tropicales. Dans les tiges de cette espèce, le tissu conjonctif interfasciculaire est lignifié : les îlots libériens étant alors les seuls éléments cellulosiques, la section transversale de la tige a l'aspect de celle des *Strychnos* (îlots de liber interligneux). Mais les vaisseaux sont groupés en faisceaux dont les bases correspondent aux îlots criblés et les pointes sont dirigées vers la moelle, il s'agit donc bien de massifs libéro-ligneux isolés, noyés dans du tissu lignifié.

Ces anneaux concentriques de faisceaux ne sont pas propres aux plantes grimpantes. Ils ont été décrits dans des tiges et des racines appartenant

(1) Nous avons limité cette énumération à une seule espèce par Ordre, quoiqu'il en existe généralement plusieurs.

aux Nyctaginacées, Phytolaccacées, Chénopodiacées (ARTSCHWAGER, 1920 ; WILSON, 1924). Ils sont particulièrement bien connus dans la tige de *Chenopodium album* et la racine renflée de *Beta vulgaris*. De nombreuses espèces de l'ordre des Centrospermées ont donc, quel que soit leur port, une structure analogue à celle des plantes grimpantes de cet ordre.

Des Familles ont aussi une seule anomalie de structure pour toutes leurs espèces grimpantes : les Aristolochiacées et les Pipéracées, par exemple. Les tiges d'Aristolochiacées sont aplaties et formées de faisceaux isolés. Chez les Pipéracées, les tissus conducteurs sont répartis en deux anneaux de faisceaux. Mais, dans ce dernier cas, les lianes ne possèdent pas seules cette anomalie : les tiges de *Heckeria umbellata*, plantes herbacées, de même que celles de *Piper guineense*, liane à racines adhésives, renferment des faisceaux internes noyés dans du tissu cellulosique, tandis que les externes sont réunis par du tissu conjonctif lignifié.

La similitude d'anomalie est évidemment beaucoup plus fréquente au niveau du Genre. Tous les *Pyrenacantha* connus, par exemple, ont des sillons libériens enfouis profondément dans le bois et à disposition rayonnée très régulière. Chez *Pyrenacantha Mangenotiana*, il se produit tardivement une déchirure de l'anneau ligneux axial, mais ce phénomène, très limité, ne nuit pas à l'homogénéité du genre. Quoique le nombre des espèces que nous avons étudiées dans les différents genres soit souvent restreint, il est cependant possible d'admettre que toutes les lianes ont la même structure au sein de chacun des genres suivants : *Tiliacora* (Ménispermacées), *Santaloides* (Connaracées), *Milletia* (Papilionacées), *Flabellaria* (Malpighiacées), *Salacighia* (Hippocratéacées), *Pyrenacantha* et *Neostachyanthus*, *Iodes*, *Ikacina*, *Rhaphiostylis* (Icacinacées), *Paullinia* (Sapindacées), *Neuropeltis* (Convolvulacées), *Afromendonia* (Acanthacées).

b. SEMI-HÉTÉROGÉNÉITÉ. — Des familles comprennent à la fois des espèces à structure normale et des espèces anormales. Dans certains cas, il existe un seul type d'anomalie, nous admettrons alors qu'il s'agit de semi-hétérogénéité.

Dans la famille des Connaracées, par exemple, les tiges de toutes les espèces anormales sont constituées d'anneaux libéro-ligneux concentriques (*Agelaea*, *Connarus*, *Santaloides*, *Spiropetalum*). Ces anneaux présentent des variations : ils sont plus ou moins réguliers et même, parfois, scindés en plusieurs écailles fort éloignées l'une de l'autre par suite de l'aplatissement de la tige, mais nous avons admis qu'il s'agissait toujours du même type structural.

Chez les Ménispermacées, à côté de la structure considérée comme normale des tiges à un seul anneau de faisceaux isolés, il existe des anneaux successifs de faisceaux dans les genres *Tiliacora* et *Triclisia*.

La semi-hétérogénéité est très nette dans le genre *Strychnos* (Loganiacées) dans lequel il existe des espèces normales (les moins nombreuses) à côté d'espèces à tiges ponctuées.

c. HÉTÉROGÉNÉITÉ. — Des familles possèdent des structures très différentes les unes des autres. Un cas typique est celui des Icacinacées que nous retrouvons dans quatre groupes structuraux. Dans chaque cas, il s'agit de genres différents : *Neostachyanthus* et *Pyrenacantha* (tiges sillonnées), *Rhaphiostylis* (anneaux concentriques), *Iodes* (bois déchiré), *Icacina Mannii* (bois dispersé).

Des phénomènes analogues se produisent chez les Passifloracées (tiges sillonnées de *Crossostemma* ; anneaux concentriques d'*Adenia*), les Convolvulacées (tiges sillonnées de *Neuropeltis* ; bois déchiré de *Prevostea*) et les Acanthacées (îlots libériens de *Thunbergia* ; bois déchiré d'*Afromendoncia*).

Quoique plus rare, l'hétérogénéité existe aussi au niveau du genre. Des *Combretum* (Combrétacées) de savane ont un bois ponctué d'îlots interligueux, tandis que les tiges d'espèces récoltées en forêt ont une masse ligneuse centrale homogène entourée de massifs libéro-ligneux disposés en zones successives.

Dans le genre *Salacia* (Hippocratéacées), il existe trois structures d'aspect définitif totalement dissemblable : *S. alpestris* et *S. bipindensis* ont un bois sillonné, tandis que les tiges de nombreuses autres espèces (1) sont constituées par des anneaux plus ou moins réguliers et celles de *S. Zenkeri* sont ponctuées d'îlots de liber interligueux analogues à ceux du genre voisin *Salacighia*.

2° Relations entre le type d'anomalie et la place de l'espèce correspondante dans la classification. — Suivant les cas, les Ordres, Familles et Genres renferment donc uniquement des lianes à structure normale ou, à la fois, des espèces à croissance en épaisseur normale et d'autres anormales, ou encore des tiges présentant différents types d'anomalies. Mais, tandis que diverses anomalies peuvent exister au sein d'une famille et même d'un genre, un même type d'anomalie peut se retrouver dans diverses familles. Les tableaux des pages précédentes ont déjà prouvé cela, mais nous allons rechercher s'il existe des relations entre les familles présentant les anomalies les mieux caractérisées.

Les sillons profonds existent chez les Hippocratéacées et les Convolvulacées, donc dans les Ordres des Sapindales et Convolvulales qui n'ont aucune affinité. De même, les tiges ponctuées à différenciation centripète se trouvent dans les Ordres très éloignés des Sapindacées et des Contortées.

Les anneaux concentriques de faisceaux isolés sont à la fois dans les Ordres peu différenciés des Centrospermées et des Ranales, d'autre part, dans ceux des Sapindales et des Pariétales.

Les anneaux concentriques formés de bois continu existent parmi les Rosales et les Sapindales, c'est-à-dire dans des Ordres différents, mais proches l'un de l'autre. D'après nos observations, les tiges à anneaux con-

(1) Les espèces de *Salacia* à anneaux concentriques sont : *S. lucida*, *S. owabiensis*, *S. cornifolia*, *S. tshopensis*, *S. sp.*

centriques sont donc absentes du groupe des Gamopétales; cependant, PFEIFFER en cite dans les familles suivantes (p. 27) : Plombaginacées, Loganiacées, Asclépiadacées, Convolvulacées, Verbénacées (*Avicennia*), Bignoniacées, Acanthacées (*Mendoncia*, *Thunbergia*), Rubiacées, Cucurbitacées, Composées. Mais il incorpore dans cette catégorie les anneaux constitués par des faisceaux isolés (*Avicennia*, par ex.) et considère comme second anneau celui des faisceaux inverses médullaires (Acanthacées, Convolvulacées, Composées). Les nombreux anneaux concentriques formés par du bois continu semblent donc bien ne pas exister chez les Gamopétales.

Le bois se déchire tardivement et les faisceaux s'écartent peu chez des Sapindales, des Rhamnales et des Convolvulales. Dans ce dernier Ordre, il ne s'agit que d'un phénomène secondaire, sans grande portée anatomique : le fait principal est la pénétration des sillons libériens profonds dans la masse ligneuse (*Neuropeltis* et *Prevostea*).

Par contre, la masse lignifiée se déchire et les divers fragments se dispersent de façon caractéristique chez des Géraniales, Sapindales, Convolvulales et Tubiflores. Cette anomalie existe donc à la fois chez les Diallypétales et les Gamopétales.

En résumé, les tiges à anneaux concentriques de faisceaux isolés se rencontrent dans les Ordres les plus primitifs. Les faisceaux périphériques apparus à l'origine de l'accroissement secondaire existent uniquement chez les Sapindacées. Outre cela, il existe une telle dispersion des structures anormales dans les différents Ordres que nous admettons une absence totale de relations entre les anomalies de structure et la Systématique.

B. — Degré de spécificité des anomalies.

Cette répartition désordonnée des anomalies rend impossible l'identification d'une famille d'après l'aspect macroscopique de la section de son bois. Toutefois, la concordance de divers phénomènes permet souvent de situer une tige dans deux ou trois familles au plus. Par exemple, une tige à section en huit et à faisceaux isolés appartient à une Aristolochiacée ou une Ampélidacée. Des sillons libériens irréguliers correspondent à une Hippocratéacée; tandis que les sillons très profonds et étroits doivent appartenir à une Convolvulacée. Les ilots petits et réguliers de liber interligneux indiquent une Loganiacée, une Combrétacée ou une Hippocratéacée. Les faisceaux périphériques à peu près circulaires placés dans de fortes saillies de la tige sont l'indication d'une Sapindacée. Quoique fort imprécis, ces caractères de détermination ne sont cependant pas négligeables, ils sont même, souvent, d'une très grande utilité pour l'identification des lianes de la forêt dense dont les fleurs et les fruits ne sont que rarement visibles et dont il est même généralement difficile d'atteindre les feuilles.

L'aspect macroscopique des anomalies structurales permet encore plus

facilement de déterminer le Genre lorsque la Famille à laquelle appartient la liane considérée est connue. Si l'on est avec certitude en présence d'une Icacinacée, par exemple, une tige à anneaux concentriques correspond à un *Rhaphiostylis*, un bois sillonné profondément indique un *Pyrenacantha* ou un *Neostachyanthus*, un cylindre ligneux entouré de massifs périaxiaux appartient à un *Icacina*. Mais cette identification du Genre, connaissant la Famille, n'est pas le type de détermination le plus utile. En effet, la reconnaissance de la Famille se fait par les feuilles, en l'absence de fleurs, et les feuilles suffisent souvent aussi à déterminer le Genre. Il y a cependant des cas où la différence de structure anatomique entre les Genres a une valeur systématique. Nous avons vu, par exemple que les Genres *Neuropeltis* et *Prevostea* étaient très voisins, cependant, si nous récoltons une grosse liane Convolvulacée à bois sillonné très profondément, il s'agit d'un *Neuropeltis* ; par contre, une tige constituée de massifs ligneux noyés dans du parenchyme correspond à un *Prevostea*.

Dans des cas très rares, l'aspect de l'anomalie permet, à lui seul, de déterminer le Genre sans rien connaître de la liane observé. Ainsi, les sillons réguliers, disposés à égale distance les uns des autres des figures 101, 102, 108 et 109, n'ont cette disposition rayonnée si régulière que dans le Genre *Pyrenacantha* et leur présence nous suffit pour assurer qu'il s'agit d'un *Pyrenacantha* ou du Genre voisin *Neostachyanthus*. Le nombre des premiers sillons apparus est même, parfois, caractéristique de l'Espèce. Quoique dans ce Genre leur nombre soit fréquemment cinq à l'origine, il n'en existe que trois chez le *Pyrenacantha sp.* Lorsque cette espèce sera déterminée avec certitude, la seule observation d'une section transversale de cette liane permettra donc de donner son nom de Genre et d'Espèce.

Il est donc parfois possible d'identifier des Familles, des Genres, ou même des Espèces d'après les anomalies observées dans la tige. Cependant, la structure anatomique considérée seule est rarement utilisable, mais elle prend beaucoup de valeur si elle est appuyée par d'autres observations : aspect du rhytidome, sa coloration, présence de tanins ou de latex dans le parenchyme, exsudation de mucilage de l'écorce, du liber, du bois ou de la moelle, etc.

CHAPITRE II

ANOMALIES ET BIOLOGIE

A. — Répartition des anomalies suivant le type biologique.

La classification anatomique des lianes n'a donc aucun rapport avec la répartition systématique, mais cela n'exclut pas la possibilité de relations entre le mode d'accroissement en épaisseur et le type biologique de ces végétaux.

Les lianes à structure anormale observées appartiennent aux onze types biologiques définis précédemment. Le tableau suivant indique la répartition des structures dans chacun de ces types.

1. Phanérophytes lianescents herbacés :
Tiges sillonnées ;
Anneaux concentriques.
2. Lianes sous-ligneuses sarmenteuses :
Tiges lobées ;
Tiges sillonnées.
3. Lianes sous-ligneuses à vrilles :
Tiges sillonnées.
4. Lianes sous-ligneuses volubiles :
Tiges sillonnées ;
Tiges ponctuées : îlots centrifuges.
5. Lianes ligneuses sarmenteuses à rameaux non irritables :
Tiges aplaties ;
Tiges sillonnées ;
Anneaux concentriques ;
Bois dispersé.
6. Lianes ligneuses sarmenteuses à rameaux irritables :
Tiges sillonnées ;
Tiges ponctuées : îlots centripètes ;
Anneaux concentriques.
7. Lianes ligneuses grappinantes épineuses :
Tiges lobées.
8. Lianes ligneuses grappinantes à crochets :
Tiges ponctuées : îlots centripètes.
9. Lianes ligneuses à vrilles :
Tiges aplaties ;
Anneaux concentriques ;
Bois déchiré ;
Faisceaux périphériques.

10. Lianes ligneuses volubiles :
Tiges aplaties ;
Tiges sillonnées ;
Tiges ponctuées : îlots centrifuges ;
Anneaux concentriques ;
Bois déchiré ;
Bois dispersé.
11. Lianes épiphytes :
Tiges aplaties.

I. — LIANES A STRUCTURE ANORMALE.

Aucun type biologique n'a donc de structure propre. Toutefois, les plantes grimpantes non volubiles ont des anomalies beaucoup moins accusées par les autres.

Par contre, l'anomalie considérée comme la plus remarquable, la dispersion des massifs ligneux, existe uniquement chez les grosses lianes volubiles (*Prevostea*, *Flabellaria*), ou celles dont les tiges sont susceptibles de s'enrouler autour d'un support sur des longueurs plus ou moins grandes sans, toutefois, être classées parmi les plantes volubiles (*Ipomoea*, *Afromen-donia*). Mais cette structure n'est pas la seule rencontrée dans ces groupes, au contraire, les lianes ligneuses sarmenteuses à rameaux non irritables, les lianes ligneuses à vrilles et les lianes ligneuses volubiles sont celles qui possèdent la plus grande variété de modes de croissance en épaisseur. Par exemple, les grosses tiges de *Landolphia owariensis* (type 9) sont simplement aplaties ; celles de *Pyrenacantha Mangelotiana* et de *Neuropeltis prevostioidea* (type 10) sont sillonnées comme celles de la petite liane sarmenteuse *Neostachyanthus*.

Les tiges sillonnées se rencontrent dans la plupart des types biologiques. Cependant, il existe divers degrés de pénétration du liber dans le bois et la section transversale de la tige de *Salacia bipindensis* paraît beaucoup moins anormale que celle de *Neuropeltis prevostioidea* dont le bois est découpé en zones radiales très étroites. Dans ce dernier cas, les tissus mous atteignent presque la moelle et il se produit tardivement une déchirure de l'anneau ligneux axial très épais.

La structure la plus fréquente, ensuite, est celle à anneaux libéro-ligneux concentriques. Elle existe chez plusieurs grosses lianes, des Connaracées et des Combrétacées, par exemple. Toutefois, dans les plus grosses, il ne s'agit généralement pas d'anneaux complets, mais de croissants libéro-ligneux parfois très éloignés les uns des autres.

Les îlots de liber à différenciation centripète se rencontrent parmi les lianes sarmenteuses fixées par leurs rameaux irritables (*Salacia*) ou par des organes différenciés en crochets (*Strychnos*), les troncs de ces lianes n'ont pas de contact intime avec le tuteur.

Les structures les moins répandues à travers les types biologiques sont celles des tiges à bois déchiré et à bois dispersé, c'est-à-dire les structures les plus aberrantes.

II. — LIANES A STRUCTURE NORMALE.

De nombreuses lianes ont aussi une croissance en épaisseur entièrement normale et elles sont réparties dans plusieurs types biologiques. Cependant, l'absence d'anomalie correspond souvent à des arbustes décombants ou fixés aux supports par des crochets ou des vrilles. Mais elle n'est pas limitée aux tiges d'un calibre faible et existe chez de très grosses lianes (*Tetracera potatoria*, Dilléniacées ; *Grewia africana*, Tiliacées, par ex.) ou des lianes fortement tordues sur elles-mêmes comme *Pycnanthus Dinklagei* (Myristicacées). Le port d'une liane n'a donc pas d'action sur sa structure.

B. — Anomalies et racines.

Les quelques racines observées, dont l'identification est sûre (1), ont des structures anormales voisines de celles des tiges.

La racine de *Celosia laxa* (Amarantacées) est constituée par des zones successives de massifs libéro-ligneux isolés semblables à ceux de la tige. Dans celle d'*Iodes liberica* (Icacinacées), le bois se déchire, comme dans la tige, et il apparaît des faisceaux dans le parenchyme de dilatation des très vieilles racines (cf. fig. 94). La racine d'*Icacina Mannii* (Icacinacées) est différente de la tige : il ne se développe pas d'anneaux successifs de massifs libéro-ligneux, ni des faisceaux inverses (cf. fig. 100). Elle est voisine de celle d'*Iodes*, quoique, chez *Icacina*, il n'apparaisse pas de faisceaux dans le parenchyme surnuméraire.

Chez *Adenia Cissampeloides* (Passifloracées), des zones cambiales successives donnent naissance à des anneaux de faisceaux isolés dans la racine (cf. fig. 127 et 128), comme dans la tige. Mais les zones de parenchyme interfasciculaire sont plus larges dans les racines. Les cellules de ce parenchyme s'allongent, même, et se divisent, formant de petits îlots de tissu de dilatation. Au centre de la racine, quelques cellules de parenchyme se développent et écartent les faisceaux alternes.

La racine de *Combretum comosum* (Combrétacées) et la tige ont une structure normale.

Dans la racine de *Prevostea Heudelotii* (Convolvulacées) et dans celle d'*Afromendonia iodoides* (Acanthacées), les faisceaux libéro-ligneux sont dispersés en tous sens dans une grande masse de parenchyme, structure analogue à celle des tiges.

Dans la racine de *Mikania scandens* var. *laxa* (Composées), le bois est traversé par des rayons médullaires larges, incomplètement ligni-

(1) Après avoir atteint le sommet d'un arbre, une liane en redescend fréquemment et court sur le sol un certain temps avant de s'accrocher à un nouveau tronc. Pendant leur trajet horizontal, les tiges s'enterrent et ce que l'on récolte comme racine est parfois une tige souterraine.

fiés. Cette structure et celle identique de la tige sont considérées comme normales.

En résumé, les racines ont généralement le même type d'anomalies que les tiges. Le parenchyme est beaucoup plus abondant dans les racines, et, par endroits, il se développe du parenchyme de dilatation et il se produit des fragmentations qui n'existent pas toujours dans les tiges correspondantes.

Les anomalies des racines subissent parfois des modifications suivant la distance à la tige de la section étudiée, mais elles existent toujours dans des racines suffisamment grosses si les tiges sont anormales. Même lorsque la racine est nettement séparée de la tige par un gros tubercule (*Icacina*), sa structure est anormale.

C. — Anomalies et plantes dressées.

I. — COMPARAISON ENTRE PLANTES DRESSÉES ET GRIMPANTES.

Nos observations ont porté, jusqu'à présent, sur les structures anormales des axes (tiges ou racines) de plantes grimpantes. Cependant, de nombreux auteurs ont cité des anomalies chez des herbes, des arbustes ou des arbres. D'autre part, dans les familles étudiées, il existe souvent des plantes dressées voisines des lianes. Il s'agit même, parfois, d'espèces à ports différents au sein d'un même genre. Il est alors intéressant de comparer les divers tissus de ces espèces voisines et, en particulier, leur bois. Pour faire cette étude comparative entre les végétaux dressés et grimpants, nous avons choisi trois genres appartenant à des familles variées et dont les lianes présentent, ou non, des anomalies dans la croissance de leurs tissus conducteurs : *Pycnanthus* (Myristicacées), *Salacia* (Hippocratéacées), *Strychnos* (Loganiacées).

1° *Pycnanthus angolensis* Exell. et *P. Dinklagei* Warb. (Myristicacées).

— *Pycnanthus Dinklagei* est une grosse liane tordue, alors que *Pycnanthus angolensis* est un grand arbre (30 m). Ni l'un ni l'autre de ces végétaux ne présente d'anomalie dans le développement de son cylindre conducteur. L'observation de sections transversales pratiquées dans le bois bien différencié de chacune de ces espèces révèle des différences macroscopiques importantes (fig. 162 à 165) : densité des pores, des rayons, largeur des rayons. Mais il est étonnant de constater que le diamètre des vaisseaux est sensiblement le même dans les deux espèces. Au point de vue microscopique, les principaux caractères du bois sont les suivants (1) :

(1) Dans ce tableau, les caractères identiques dans les deux espèces ne sont pas répétés pour *P. Dinklagei*, ce qui fait ressortir les différences, dont les plus importantes sont soulignées.

	<i>Pycnanthus angolensis.</i>	<i>Pycnanthus Dinklagei.</i>
PORES.	Disséminés à répartition uniforme.	<i>Id.</i>
	Isolés ou accolés par deux ou trois radialement.	Plus fréquemment accolés.
	Diamètre : gros, 200 μ .	<i>Id.</i>
	Longueur : éléments longs, 950 μ .	<i>Id.</i>
	Abondance : <i>très rares</i> , 2 par mm ² .	En nombre moyen, 10 par mm ² . Présence de thylls à parois lignifiées minces.
RAYONS.	Normaux.	<i>Id.</i>
	En nombre moyen : 8 par mm.	10 par mm.
	Type hétérogène II A.	Type hétérogène II B.
	<i>Unisériés très rares.</i>	<i>Beaucoup plus d'unisériés.</i>
PARENCHYME.	Juxtavasculaire.	<i>Id.</i>
	<i>Très rare.</i>	<i>Beaucoup plus fréquent.</i>
	Files de 5 à 6 cellules.	<i>Id.</i>
FIBRES.	Fibres trachéides.	<i>Id.</i>
	Fibres septées.	<i>Id.</i>

La structure du bois varie donc d'une espèce à l'autre : le fait principal est la vascularisation plus importante de la liane quoique le diamètre des pores soit voisin dans les deux espèces. La longueur de la liane est probablement supérieure à la hauteur de l'arbre, cependant son calibre est plus faible. La densité supérieure des pores de la liane serait un des facteurs permettant un approvisionnement en eau analogue dans les deux cas.

Pycnanthus Dinklagei est riche en parenchyme et en rayons unisériés, caractères évolués par rapport à l'absence de parenchyme et la prédominance des rayons plurisériés rencontrés chez *Pycnanthus angolensis*.

2° *Salacia pallescens* Oliv. et divers *Salacia* lianes (Hippocratéacées).

— *Salacia pallescens* est un arbuste dont les rameaux n'ont aucune tendance à s'appuyer sur les végétaux voisins ; sa croissance en épaisseur est normale. Les *Salacia* lianescents sont des plantes sarmenteuses à rameaux irritables, ils ont des structures anormales différentes suivant les espèces, mais nous avons vu que cela n'entraînait pas de grosses variations dans la structure de leur bois. Aussi, comparerons-nous le bois de l'espèce dressée à la structure moyenne du bois des espèces grimpantes.

La principale différence tient au calibre des pores : fins chez les *Salacia* dressés, ils sont un peu plus gros chez les lianes. Ils ont, d'ailleurs, le même diamètre dans le bois de première formation de toutes les espèces. Au fur et à mesure de la différenciation de nouvelles couches ligneuses, le calibre des pores augmente peu et de façon très progressive chez *Salacia pallescens* ; par contre, il s'accroît brusquement chez les lianes au moment de l'apparition de l'anomalie. La plante dressée est moyennement riche en parenchyme ligneux, tandis que les lianes en possèdent très peu : ce

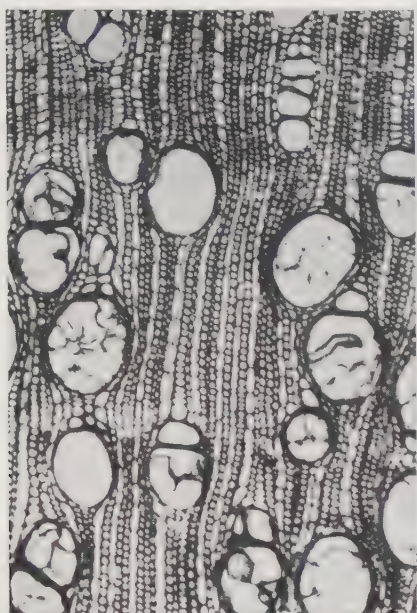


FIG. 159. — Photomicrographie de la coupe transversale du bois de *Pycnanthus Dinklagei* (Myristicacées). ($\times 55$.)

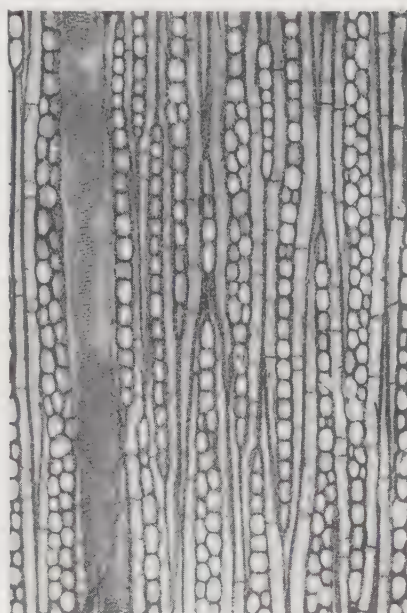


FIG. 160. — Photomicrographie de la coupe longitudinale tangentielle du bois de *Pycnanthus Dinklagei*. ($\times 85$.)

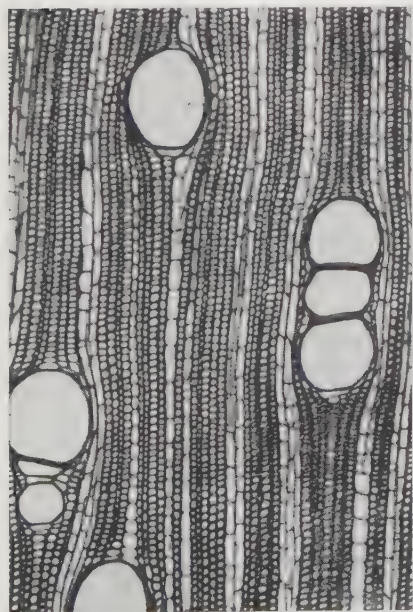


FIG. 161. — Photomicrographie de la coupe transversale du bois de *Pycnanthus argolensis*. ($\times 55$.)

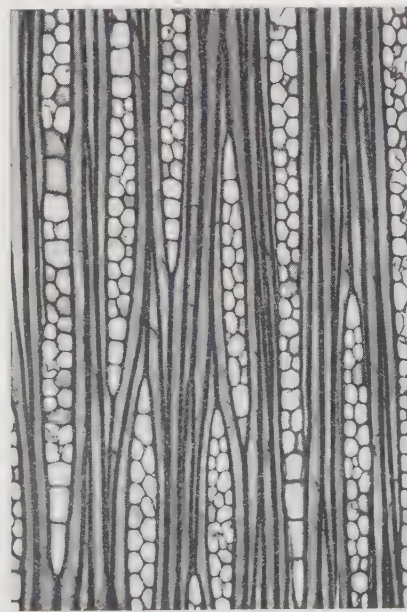


FIG. 162. — Photomicrographie de la coupe longitudinale tangentielle du bois de *Pycnanthus angolensis*. ($\times 85$.)

caractère peut être uniquement spécifique, car il ne concorde pas avec les observations faites dans d'autres genres. Les rayons sont hétérogènes du type III de KRIBS chez *S. pallescens*, comme chez *S. bipindensis*. Dans cette dernière espèce, ils sont constitués principalement de cellules couchées mêlées à quelques rares cellules dressées ; par contre, ceux de *S. pallescens*, beaucoup plus hauts, sont tous composés d'un mélange de cellules couchées et de cellules dressées, ce qui est un caractère plus primitif.

<i>Salacia pallescens.</i>		Moyenne des structures des <i>Salacia</i> étayés.
PORES.	Disséminés et isolés. Diamètre : fins, 43 μ . Longueur : moyenne, 410 μ . Abondance : assez nombreux, 35 à 40 par mm ² .	<i>Id.</i> Fins à moyens, 70 μ à 140 μ . Moyenne, 370 μ à 430 μ . <i>Id.</i> , 20 à 40 par mm ² .
RAYONS.	Normaux. Nombreux, 22 par mm. <i>Hauts.</i> Étroits unisériés. Hétérogènes type III.	<i>Id.</i> <i>Id.</i> , 16 à 20 par mm. <i>Bas.</i> Unisériés tendant à être disériés et quelquefois des plurisériés. Hétérogènes type I (<i>S. Zenkeri</i>). Hétérogènes type III (<i>S. bipindensis</i>). <i>Homogènes</i> type I (<i>S. cornifolia</i>).
PARENCHYME.	Mêlé aux fibres septées en zones tangentielles indépendantes des pores. Files de 8 à 10 cellules.	Très rare.
FIBRES.	Fibres trachéides. Fibres septées.	<i>Id.</i> <i>Id.</i>

3° *Strychnos djalensis* et *Strychnos grimpants* (Loganiacées).

— Dans le genre *Strychnos*, les arbres ont la même anomalie que les lianes : les îlots de liber interligneux de *S. djalensis* sont semblables à ceux des *Strychnos grimpants* que nous avons décrits. Dans cette espèce, les îlots ont simplement de plus grandes surfaces : de 330 μ à 900 μ de largeur sur 600 μ en direction radiale, alors que ceux des lianes ont en moyenne une dimension maxima de 500 μ ; mais il est difficile d'énoncer une loi générale, car les îlots de *S. aculeata* atteignent 800 μ .

La principale différence dans l'aspect des deux types de bois est due à la répartition des vaisseaux : disséminés chez toutes les lianes. Ils ont le groupement dendritique caractéristique chez l'arbre. Les pores de *S. djalensis* sont fins (65 μ), mais ils le sont aussi dans certaines espèces lianescentes. Les rayons sont composés de cellules carrées et de cellules couchées, mais ils ne peuvent pas être considérés comme réellement hétérogènes, car ils ne comprennent pas de cellules dressées. Ils sont petits et de deux sortes :

des unisériés et des quinquasériés. Chez les *Strychnos* lianes, ce mélange de rayons unisériés et plurisériés et cette tendance des rayons à être homogènes existent aussi. Le parenchyme, très rare, est limité à quelques cellules autour des pores et des îlots libériens, mais il est rare aussi chez *S. aculeata* et *S. nigritana*.

Ces observations sur la structure du bois sont résumées dans le tableau suivant.

La seule différence valable dans la structure du bois des *Strychnos* grimpants et des *Strychnos* dressés est donc due au mode de groupement des pores.

	<i>Strychnos djalensis.</i> —	<i>Strychnos</i> GRIMPANTS. —
PORES.	Groupement dendritique. Diamètre : fins, 65 μ . Longueur : éléments courts, 240 μ . Abondance : en nombre moyen, 35 par mm ² .	Répartition uniforme. De 70 μ à 180 μ suivant les espèces. Courts à moyens, 250 μ à 500 μ . En nombre moyen à nombreux, 35 à 50 par mm ² .
RAYONS.	Normaux. En nombre moyen, 10 à 12 par mm. Petits, 200 μ à 700 μ . Hétérogènes II A, tendant à l'homogénéité : cellules carrées et couchées.	<i>Id.</i> <i>Id.</i> , 6 à 12 par mm. Petits, 300 μ à 1 000 μ . Parfois quelques grands, 3 000 μ (<i>S. Lecomtei</i>). Homogènes ou hétérogènes tendant à l'homogénéité, suivant les espèces.
PARENCHYME.	Très rare : limité à quelques cellules autour des pores ou des îlots libériens.	De très abondant (<i>S. Lecomtei</i>) à rare (<i>S. aculeata</i>).
FIBRES.	Fibres trachéides aux parois très épaisses.	<i>Id.</i>
ÎLOTS LIBÉRIENS.	Largeur : 560 μ en moyenne (de 330 μ à 900 μ). Hauteur : 600 μ .	De 200 μ à 500 μ . Mais 650 μ à 800 μ (<i>S. aculeata</i>). 300 μ à 500 μ .

Parmi les plantes dressées que nous venons de comparer aux lianes, deux d'entre elles ont une croissance en épaisseur normale (*Pycnanthus*, *Salacia*), tandis que la troisième (*Strychnos*) présente la même anomalie que les espèces lianescentes voisines. Ces trois genres appartiennent à des familles de degrés évolutifs variés ; cependant, quelle que soit la famille, la seule différence nette, entre les plantes dressées et les plantes grimpantes, est en rapport direct avec les vaisseaux : ils ont une densité, un calibre et une disposition différents. Mais il est remarquable de constater que la longueur

des éléments de vaisseaux est toujours sensiblement la même dans un même genre, quel que soit le port de l'espèce. Dans le cas des genres considérés, le fait, pour une tige, d'avoir un petit calibre par rapport à sa très grande longueur et de présenter un fort allongement de ses entre-nœuds n'a donc pas d'influence sur la longueur des éléments de son bois, mais agit uniquement par augmentation du diamètre et du nombre de ses pores.

Faut-il admettre que les lianes ont un degré d'évolution différent de celui des espèces dressées ? Certains caractères anatomiques des lianes étudiées sont, en effet, considérés comme plus évolués que ceux de l'arbre ou de l'arbuste voisin. Ces caractères évolués sont la richesse en parenchyme et en rayons unisériés de *Pycnanthus Dinklagei* et la tendance des rayons de *Salacia bipindensis* à être plus homogènes que ceux de *Salacia pallescens*. Par contre, *Salacia pallescens* possède plus de parenchyme ligneux que les *Salacia* lianes. Les rares caractères anatomiques divergents rencontrés dans ces trois genres de lianes ne sont donc pas suffisamment nombreux ni constants pour permettre de conclure à une évolution plus poussée des espèces dressées ou grimpantes.

II. — ANOMALIES DES PLANTES DRESSÉES.

Un *Strychnos* arbre a donc une structure anormale semblable à celle des espèces lianescentes. Cette identité de structure entre des plantes dressées et grimpantes existe dans plusieurs familles : nous l'avons déjà citée, par exemple, chez des Nyctaginacées, Phytolacaccées, Chénopodiacées. Des structures anormales se trouvent aussi dans des familles qui ne renferment aucune liane.

Notre seul but étant l'étude des lianes anormales, nous ne nous attarderons pas sur cette question des anomalies chez des végétaux non lianescents. Cependant, il est intéressant de rechercher quelles structures existent chez ces végétaux.

1° *Tiges ponctuées.* — Les sections transversales de tiges de Centrospermées pourraient, parfois, être confondues avec celles des tiges ponctuées, mais il s'agit de « faux ilots de liber interligneux » (ARTSCHWAGER, 1920 ; WILSON, 1924). Ce sont des tiges à anneaux concentriques de faisceaux isolés dans lesquelles le parenchyme interfasciculaire est lignifié au niveau du bois et du liber. La même structure a été décrite par MULLAN (1933) chez des arbres et arbustes du genre *Avicennia* (Verbénacées).

De véritables ilots de liber interligneux ont été relevés dans de nombreuses familles dont nous citerons quelques-unes.

Chez les Thymélacées, SOLEREDER (1885) attribue un développement centrifuge aux ilots de *Aquilaria*, *Gyrinops*, *Gyrinopsis*, alors que VAN TIEGHEM (1892) croit d'abord à un développement centripète, puis adopte la théorie de SOLEREDER. LEANDRI (1930) admet aussi une différenciation

centrifuge de ces ilots et les cite dans plusieurs genres parmi les végétaux dressés (1).

Ces ilots interligneux existent aussi chez les Euphorbiacées (*Dalechampia*), les Onagracées (*Epilobium*, *Oenothera*, *Gaura*, *Lopezia*) (RECORD, 1936).

BALWANT SINGH (1943) a décrit la différenciation centrifuge de ces ilots chez des Salvadoracées (*Dobera* et *Salvadora*), une Asclépiadacée (*Leptadenia*). Les résultats de DUCHAIGNE (1951) sont les mêmes pour la tige de *Lebrunia bushaie* (Guttifères).

2° **Tiges à anneaux concentriques.** — Comme chez les lianes, dans ces types de tiges les zones successives sont composées par des anneaux continus ou des faisceaux isolés.

LEANDRI (1931) a observé ces anneaux dans plusieurs espèces de *Gnidia* (Thymélacées) : ils se produisent dans les extrémités tubérisées des tiges souterraines de plantes détruites par le feu et dans lesquelles des rameaux courts se sont développés à partir de bourgeons adventifs.

Cette structure est celle des tiges et des racines du genre *Mesembryanthemum* (Ficoïdées) et se rencontre dans quelques espèces d'autres genres (2).

A ces zones concentriques de bois et de liber s'ajoutent des faisceaux inverses dans les tiges et les racines de *Stellera chamæjasmae* (Thymélacées, JOSHI, 1935).

Les bandes concentriques de liber sont souvent anastomosées chez l'Euphorbiacée, *Pera bicolor* (RECORD, 1944).

Personnellement, nous avons observé rapidement cette structure chez une plante herbacée et une épiphyte.

L'herbe *Boerhaavia* sp. (Nyctaginacées) a sa tige constituée par un anneau de faisceaux réunis par du tissu lignifié ; à l'intérieur, se trouvent plusieurs faisceaux disposés sans ordre apparent. Par contre, dans la racine et le tubercule les faisceaux sont disposés suivant de nombreux cercles concentriques et sont séparés les uns des autres par de larges zones celluloliques.

Chez *Loranthus bangwensis* (Loranthacées), les faisceaux sont réunis par du tissu lignifié. Dans la tige peu épaisse, il est possible de distinguer deux anneaux plus ou moins réguliers de ces faisceaux, tandis que, dans la partie hypertrophiée fixée à l'hôte, il y en a six anneaux.

3° **Tiges sillonnées.** — Des sillons radiaux ont été trouvés par RECORD (1944) dans plusieurs genres d'Euphorbiacées (3). Il a observé ces mêmes sillons dans plusieurs autres familles : Apocynacées, Cactacées, Koerberliacées, Liliacées, Loganiacées, Solanacées, Thymélacées, Tiliacées.

(1) Dans les genres *Aquilaria*, *Aquilariaella*, *Eukleia*, *Gyrinops*, *Gyrinopsis*, *Lachnolepis*.

(2) *Agrosanthes*, *Galenia*, *Macarthuria*, *Sesuvium*, *Trianthema*.

(3) *Alchornea*, *Conceveiba*, *Conceveibastrum*, *Croton*, *Euphorbia*, *Gavarretia*, *Mabea*, *Pera*, *Sapium*.

4° *Faisceaux périphériques*. — Des faisceaux périphériques circulaires appelés « pseudo-stèles » ont été décrits par LEANDRI (1930) dans la tige souterraine de *Daphne Gnidium* (Thymélacées) et par MAIGE et GATIN (1902), puis NICOLAS (1913) dans les racines tubérisées de *Thrinia tuberosa* (Composées). Dans cette dernière espèce, les faisceaux circulaires se forment à partir de fragments du bois isolés par déchirure de celui-ci au cours du développement. Mais, d'après les descriptions faites par les auteurs, il ne s'agit pas de dispersion du bois analogue à celle d'*Afromendonia*.

Parmi les plantes dressées, il existe donc des structures variées : tiges ponctuées ; tiges à ilots libériens à différenciation centripète ou centrifuge ; tiges à anneaux concentriques à bois continu ou à faisceaux isolés ; tiges sillonnées ; tiges à faisceaux périphériques. Ces anomalies existent soit dans des espèces voisines de plantes grimpantes, soit dans des genres ou des familles ne comprenant aucune liane.

D. — Anomalies propres aux lianes.

Divers types d'anomalies sont donc communs aux lianes et aux plantes dressées. Nous ne connaissons pas d'anomalies propres aux plantes dressées ; par contre, certaines anomalies décrites chez les lianes n'existent pas dans d'autres types biologiques.

Les sillons de plantes dressées sont formés par du parenchyme cellulosique et du liber inclus dans le bois par différenciation centrifuge. Ils n'ont donc pas l'aspect ni la formation des sillons caractéristiques des lianes telles que *Pyrenacantha* ou *Neuropeltis*. Les sillons dus à l'arrêt d'activité d'arcs cambiaux successifs et dont les bords s'allongent constamment au cours de la croissance en épaisseur sont particuliers aux lianes.

Les faisceaux périphériques des végétaux dressés ont parfois pour origine un fragment séparé de la masse principale du bois qui s'entoure de cambium et devient progressivement circulaire. Des fragmentations se produisent aussi dans les racines (*Daphne Gnidium* et *Daphne Julia*, par ex.) et LASCHEVSKY (1925) interprète cette structure comme le témoignage de la vie anciennement épiphyte de la plante. Mais ces fragmentations n'atteignent jamais l'ampleur qu'elles ont chez des lianes telles *Afromendonia* et *Prevostea* et la dispersion des faisceaux libéro-ligneux dans du parenchyme de dilatation très développé existe uniquement chez les lianes. Cette structure, la plus éloignée de la croissance en épaisseur normale, est propre aux grosses lianes dont les tiges sont susceptibles d'être volubiles, plantes les plus caractéristiques parmi les végétaux grimpants.

CHAPITRE III

CAUSALITÉ DES ANOMALIES

Nos prédécesseurs, étonnés par les structures particulières des lianes, ont d'abord cru que les anomalies étaient propres aux plantes grimpantes. Mais, rapidement, ils se sont aperçus de leur erreur, car beaucoup de lianes s'accroissent normalement (CRUGER, 1850, 1851) et des structures aberrantes semblables ou voisines se rencontrent chez des plantes dressées.

Cependant, en 1866, MUELLER cherche des relations entre la structure et le mode de vie des lianes. Et, en 1881, WESTERMAIER et AMBRONN essaient d'expliquer les phénomènes. Ils concluent seulement à l'utilité des particularités principales : les éléments conducteurs d'un gros calibre permettent le transport de la sève à de grandes distances et l'inclusion du liber dans le bois est un moyen de protection des tubes conducteurs contre les fortes pressions latérales subies par les lianes.

HÉRAIL a voulu « déterminer les causes de chaque anomalie, leur raison d'être physiologique, et les rapports que présente chacune d'elles avec le mode de vie » (1886, p. 1), mais il est obligé de conclure : « les anomalies de structure de la tige sont absolument indépendantes du mode de vie de la plante, rien ne permet aujourd'hui d'en déterminer les causes » (1885, p. 307).

Par la suite, les auteurs cherchent à expliquer divers phénomènes particuliers. Nous reprendrons chacun des points soulevés et les discuterons en fonction des observations effectuées sur les lianes dont nous avons pu suivre quelques étapes du développement.

A. — Augmentation du diamètre des vaisseaux.

SCHENCK (1893) donne la raison du passage brusque du bois à petits pores au bois périaxial à gros pores. Les rameaux à élongation rapide ont des feuilles réduites, donc une évaporation très faible et, par suite, des besoins en eau presque nuls : les pores sont fins. Mais, dès que les rameaux ont atteint leur taille définitive et se sont fixés, le feuillage se développe et exige de beaucoup plus grandes quantités d'eau, d'où l'augmentation brusque du calibre des vaisseaux.

En effet, nous avons observé, très souvent, un accroissement rapide du diamètre des vaisseaux et nous avons fait remarquer qu'il coïncidait généralement avec les premières manifestations de l'anomalie de struc-

ture. Évidemment, de gros vaisseaux correspondent à une circulation intense de l'eau, donc à une augmentation de la surface foliaire. Mais, si de nombreuses lianes ont des rameaux chercheurs, qui atteignent parfois quelques mètres avant de produire des feuilles véritables, d'autres lianes ont des feuilles adultes à des distances normales du sommet. Ces deux types de lianes existent, par exemple, dans la famille des Icacinacées : *Icacina Mannii* et *Iodes liberica* (1).

1° *Iodes liberica* Stapf. — Cette liane se fixe aux supports par des vrilles. Son bourgeon terminal est entouré de très petites feuilles ; au nœud sous-jacent, les feuilles sont encore très peu développées ; au deuxième nœud, elles ont une longueur égale à la moitié de celle des feuilles adultes ; mais, au troisième nœud, c'est-à-dire à 60 mm du sommet, les feuilles ont atteint leur taille définitive. Si nous faisons des coupes dans cette tige, nous constatons que le bois périaxial commence à apparaître à ce nœud. Dans cette liane, qui ne produit pas de rameaux chercheurs, le développement est donc semblable à celui d'une plante dressée quelconque.

L'anomalie commence à se manifester avec l'apparition des premiers vaisseaux du bois périaxial puisque, dès son origine, ce bois se développe seulement sur deux faces de la tige (2). L'anomalie apparaît donc au niveau de la première feuille complètement développée, mais les cloisonnements médullaires se produisent plus tard, généralement six à sept nœuds au-dessous. Le cambium médullaire se manifeste parfois brusquement au-dessous d'une ramification de la tige principale, mais souvent aussi il apparaît progressivement en l'absence de tout rameau latéral. Il en est de même pour le développement complet des faisceaux médullaires (bois et liber) dont l'augmentation de volume est parfois rapide à la suite d'une ramification importante de la tige. Dans le cas de cette liane, nous constatons donc que la plante n'attend pas d'avoir atteint sa longueur définitive pour développer son feuillage, son bois périaxial, et pour dévoiler sa structure anormale.

2° *Icacina Mannii* Oliv. — Nous avons vu que l'*Icacina Mannii* produisait deux types de rameaux : des rameaux feuillés et des rameaux chercheurs volubiles. La structure de ces deux types de rameaux est la même si l'on considère une section de tige de même diamètre : le cylindre central comprend un anneau de bois dense axial dans une tige de 5 mm environ. Le bois périaxial apparaît dans une tige de 7 à 8 mm en même temps que les premiers cloisonnements sous-péricycliques. Ce phénomène

(1) Ces espèces ont été choisies à cause de leur abondance au voisinage du laboratoire d'Adiopodoumé.

(2) Au nœud, le bois et le liber correspondant à chaque pétiole se divisent en deux et rejoignent, à mi-chemin entre les deux, la moitié de la vascularisation du pétiole opposé. Dans le segment de tige sous-jacent à chaque nœud, le bois périaxial n'existe ainsi que sur les deux faces privées de feuilles. Au nœud inférieur, les ailes du bois périaxial subissent une rotation de 90°, il s'y ajoute la vascularisation correspondant aux feuilles et à la vrille de ce nœud. La tige a donc une section en 8 et l'orientation de son grand axe tourne de 90° à chaque nœud.

se produit d'abord à la base du rameau dressé, qui est le premier point à atteindre le diamètre convenable, puis, au fur et à mesure de l'allongement et de la croissance en épaisseur, le bois périaxial et l'anomalie gagnent de plus en plus haut dans le rameau dressé, puis pénètrent dans le rameau volubile. Sur 60 à 100 cm à l'extrémité du rameau volubile, les feuilles sont réduites à des écailles ; mais, au-dessous, les feuilles se développent normalement et, cependant, les vaisseaux périaxiaux et les cloisonnements sous-péricycliques restent constamment à une distance de 2,75 m à 3 m du sommet. Il n'y a donc pas simultanéité entre le développement des feuilles et les phénomènes considérés. Les rameaux dressés, aux feuilles de dimensions normales, s'accroissent un certain temps sans avoir de gros pores. Le diamètre des pores augmente donc seulement lorsque la plante a atteint un certain développement, et le rameau volubile continue à s'accroître sans produire, en très peu de temps, une grande quantité de feuilles, comme SCHENCK avait imaginé que cela se faisait pour expliquer l'augmentation brusque du diamètre des pores.

Nous constatons donc, dans le cas de ces deux espèces, que l'apparition à peu près simultanée des pores d'un grand calibre et de l'anomalie de croissance en épaisseur ne sont pas en relation avec l'épanouissement brutal et exubérant d'une frondaison (1).

B. — Influence de la lumière.

SCHENCK avait aussi admis une influence de la lumière sur la date d'apparition des anomalies : les espèces de Bignoniacées de plein soleil ont un bois dense, des vaisseaux étroits et des coins libériens enfouis beaucoup moins profondément dans le bois que pour les espèces de forêt. Il a donc comparé des espèces différentes alors que, pour obtenir des résultats significatifs, il serait préférable de pouvoir étudier une seule espèce dont divers individus auraient poussé dans des conditions différentes.

Dans ce but, nous avons récolté des tiges d'*Iodes liberica* sous la forêt et en bordure de routes bien éclairées et nous avons fait des coupes dans les entre-nœuds jusqu'au 30^e. Nous avons noté à quel niveau apparaissaient les premiers vaisseaux du bois périaxial (A), les cloisonnements cambiaux

(1) Ces lianes peuvent être considérées comme mal choisies, car elles se développent dans des sous-bois généralement assez éclairés et acceptent même, parfois, le plein soleil (*Icacina*). Nous les avons cependant préférées à d'autres car, en raison de leur proximité, nous pouvions faire sur elles des observations quotidiennes. Nous avons d'ailleurs vérifié que des tiges d'*Iodes* récoltées en des lieux soumis à des éclairagements différents avaient des développements analogues. Les résultats obtenus sont confirmés par les observations que nous avons pu faire sur une Acanthacée, *Afromendonia iodoides*, qui croît dans la forêt sombre. Cette liane volubile émet de longs rameaux qui courent sur le sol sur plus de 10 m, parfois, avant de se fixer à un tuteur. Ces rameaux chercheurs, de petit calibre, n'ont que des feuilles rudimentaires, mais l'état de développement de leur tissu conducteur est le même que dans les rameaux feuillés de même calibre (2 mm) : premiers vaisseaux périaxiaux développés en quatre masses principales séparées par des anfractuosités garnies de liber (cf. fig. 35).

médullaires (B) et le liber médullaire (C). Le tableau suivant résume ces observations pour des tiges de lianes appartenant à huit pieds différents. Les chiffres des colonnes A, B et C correspondent au rang de l'entre-nœud dans lequel se manifeste l'anomalie considérée. Le n° 1 correspond au premier entre-nœud visible au-dessous du bourgeon terminal.

	LIANES.	TIGES.	A	B	C
	—	—	—	—	—
<i>Forêt dense.</i>		1	3	7	9
—		2	2	3	4
—		3	2	3	5
—		4	2	3	4
<i>Bords de routes moyennement éclairés.</i>	I	1	3	10	15
		2	4	9	28
		3	4	10	13
		4	6	12	14
		5	3	15	18
		6	5	11	14
—	II	1	5	12	20
		2	6	12	25
—	III	1	5	12	15
		2	5	11	12
		3	6	12	13
		4	5	10	11
		5	6	10	13
—	IV	1	2	4	5
		2	2	4	5
		3	4	4	5
		4	2	4	5
—	V	1	5	16	20
		2	5	12	15
		3	5	10	14
		4	4	9	13
		5	3	9	13
—	VI	1	4	9	15
		2	4	12	16
		3	4	10	20
		4	3	9	10
		5	3	10	12
		6	4	11	30
		7	4	11	30
<i>Pleine lumière.</i>		1	5	11	25
		2	3	9	12
		3	5	13	28

Nous remarquons que l'anomalie apparaît très près de l'extrémité dans les tiges récoltées sous la forêt dense et, dans des entre-nœuds plus éloignés, pour des tiges récoltées en bordure des routes. Cependant, un des pieds du

bord de la route (IV) a ses cinq tiges aberrantes : l'anomalie s'y produit très rapidement.

Ces quelques observations, trop fragmentaires pour permettre d'énoncer une loi générale, confirment ce qu'ont pensé nos devanciers : la structure anormale apparaît plus tardivement dans des individus vivant au soleil. Nous estimons, cependant, que la lumière agit peu dans l'état actuel des structures anormales et ne peut faire que retarder leur apparition de quelques nœuds, ce qui correspond à une très faible variation du calibre de la tige.

C. — Croissance unilatérale.

La croissance excentrique unilatérale n'est pas toujours en rapport avec le contact intime d'un tuteur, mais SCHENCK admet qu'à l'origine de l'espèce elle aurait été due à ce contact et serait devenue héréditaire.

L'hérédité de l'aplatissement n'a pas été prouvée expérimentalement.

Nous avons fait quelques observations sur les rapports entre les lianes et leur tuteur, et nous avons constaté trois types de déformations des tiges indépendantes des structures anormales décrites :

1. Déformations causées par le contact intime d'un tuteur pour des espèces volubiles ;
2. Déformations causées par la torsion ;
3. Aplatissement de tiges sans contact direct avec le tuteur.

1° **Tiges au contact du tuteur.** — Dans la deuxième partie, nous avons déjà constaté la déformation de certaines tiges par le contact d'un tuteur (fig. 111 et 141).

Les tiges de *Neuropeltis acuminata* (Convolvulacées) sont généralement enroulées autour des troncs suivant des spires très lâches, et le contact n'est pas suffisamment intime pour modifier nettement la croissance en épaisseur. Par contre, dans la même espèce, quelques tiges sont enroulées suivant des spires très serrées. Il se produit alors une croissance tellement excentrique que la section transversale paraît ne pas avoir de moelle et sa superficie est le tiers de celle de la tige normale (cf. fig. 141). En réalité, la très jeune tige était cylindrique, mais, très rapidement, les tissus n'ont pu se développer que du côté libre.

Cette croissance excentrique de l'ensemble des tissus du cylindre central et de l'écorce se produit chez toutes les lianes volubiles, quel que soit le type d'anomalies auquel elles appartiennent. Elle a été observée, par exemple, chez une Icacinacée, *Rhaphiostylis beninensis* (cf. fig. 111), dont les tissus conducteurs sont à l'état d'anneaux libéro-ligneux concentriques. Dans la tige enroulée, l'épaisseur des anneaux est très réduite suivant la génératrice en contact avec le tuteur et, de part et d'autre de ce point, les anneaux reprennent progressivement de l'épaisseur : la section est réniforme.

Cette dissymétrie se produit aussi chez des lianes à croissance normale ou même chez des plantes dressées, gênées au cours de leur vie par un végétal trop proche. Cependant, les lianes volubiles sont si intimement fixées à leur support que la déformation atteint en elle son degré le plus élevé.

2° *Tiges tordues sur elles-mêmes.* — Dans les espèces dont les tiges sont enroulées sur elles-mêmes, la torsion empêche le développement normal des tissus : la croissance est ralentie suivant une ou plusieurs génératrices et les tiges sont sillonnées extérieurement.

Plusieurs dépressions se produisent chez les lianes, dont l'anomalie de croissance en épaisseur a déjà tendance à provoquer la formation de lobes. Les tiges de *Neuropeltis*, par exemple, sont sillonnées par suite d'un déséquilibre dans la production du bois et du liber par le cambium, mais plusieurs sillons sont accentués par le ralentissement de la croissance dû à la torsion (1).

Parmi les genres à structure normale, il existe aussi des tiges susceptibles de s'enrouler sur elles-mêmes : la torsion ralentit fortement la croissance des divers tissus suivant une ligne spiralée, ce qui se manifeste par un décentrement de la moelle. Les tiges de la liane sarmenteuse, *Pycnanthus Dinklagei* (Myristicacées), atteignent un très fort calibre (150 mm à 200 mm). Certaines d'entre elles ont un bois cylindrique construit autour d'une moelle axiale, tandis que dans d'autres, tordues sur elles-mêmes, la moelle est séparée de l'axe virtuel de torsion par une très mince couche de tissus.

Ces phénomènes de ralentissement de la croissance dans les tiges enroulées autour d'un support réel ou virtuel sont d'ailleurs semblables et sont d'autant plus accusés que les spires d'enroulement sont plus serrées. Ils se manifestent aussi bien chez des plantes à structure normale que chez celles à développement anatomique anormal, mais sont souvent moins visibles chez ces dernières, où ils sont masqués par la croissance atypique du bois.

3° *Tiges aplaties sans contact direct avec le tuteur.* — Dans de nombreuses espèces, des Connaracées, par exemple, les tissus conducteurs ne sont pas à l'état d'anneaux continus concentriques, mais sont réduits à des croissants séparés par des zones radiales parenchymateuses plus ou moins larges ; ces massifs libéro-ligneux se développent parfois uniquement suivant deux génératrices opposées, et la tige est aplatie. Ces longues tiges rubanées ne sont pas toujours en contact avec leur tuteur. Le contact a pu être intime à l'époque de la jeune tige, mais les organes de fixation, les vrilles ou les jeunes rameaux, se sont desséchés au cours du vieillissement et la tige adulte est séparée du tuteur. Dans le cas d'une liane âgée non volubile, les jeunes tiges sont donc fixées au sommet des arbres, tandis que

(1) Les dépressions provoquées par la torsion de la tige sur elle-même sont plus ou moins profondes suivant le niveau considéré, et l'une ou l'autre d'entre elles atteint parfois le centre de la section transversale.

les gros axes pendent à plusieurs décimètres de distance du tronc qui fut leur tuteur. Ces grosses tiges sont aplaties, quoique leur croissance en épaisseur ne subisse aucune gêne. Mais cette croissance est influencée par celle des rameaux feuillés du sommet, dont le développement est empêché, dans une direction, par le contact du végétal support ou simplement par l'obscurité produite par le gros tronc sur une partie de la tige (1).

Nous admettons donc, dans le cas de l'aplatissement, une influence directe et continue des facteurs externes, mais nous ne nous rallions pas à l'hypothèse de SCHENCK de fixation de ces caractères. En effet, une Connaracée puissante, *Santaloides splendidum*, dont l'anomalie appartient au quatrième type, porte, sur un même pied, des tiges fortement aplaties et d'autres cylindriques ou hémicylindriques. Suivant les tiges, les massifs libéro-ligneux qui constituent les niveaux successifs se développent donc uniquement aux deux extrémités d'un diamètre ou suivant des arcs plus ou moins longs pouvant constituer une circonférence complète.

Par conséquent, à côté des structures considérées depuis longtemps comme « anormales » et qui sont indépendantes du type biologique des végétaux, il existe, chez certaines lianes, des déformations dues au contact du tuteur. Ces retards dans la croissance ne provoquent pas de modifications suffisantes pour être considérées comme des anomalies, mais ils donnent des aspects variables aux sections transversales des tiges.

D. — Fragmentation du bois.

NIESEMANN (1927) attribue des causes externes immédiates à la fission du bois des lianes. Ce sont :

1. Les torsions de la tige, sur elle-même et sur son support ;
2. La tension tangentielle due au développement du bois périaxial ;
3. Les variations de l'humidité interne des troncs auxquelles le parenchyme répond par des variations de volume, ce qui provoque la fissuration de l'anneau ligneux.

Les prédécesseurs de NIESEMANN avaient admis d'autres causes à la fragmentation : la tension produite par le développement des faisceaux médullaires (SCHENCK, 1895 ; TCHOUPROFF, 1897) ou la pénétration d'un tissu de dilatation provenant du méristème externe (WARBURG, 1893) ou de la différenciation des cellules du bois et de la moelle (GILG, 1893 ; SCHENCK, 1893).

Parmi toutes ces causes, nous en retenons une seule : la présence du tissu de dilatation. En effet, la tension produite par le développement des faisceaux inverses médullaires n'agit pas, puisque la fragmentation de l'anneau ligneux axial se produit même en l'absence de ces faisceaux (*Cissus aralioides*, Ampélidacées). D'autre part, des variations de diamètre de la moelle se produisent dans tout végétal lignifié sans provoquer la

(1) Il est, en effet, facile de constater, même en Europe, que, lorsque deux arbres sont trop rapprochés, leurs branches ne se développent que du côté libre et bien éclairé.

déchirure du bois qui l'entoure : à chaque nœud, la vascularisation des feuilles et des rameaux s'intègre dans le bois existant et il n'apparaît aucune discontinuité dans l'entre-nœud sous-jacent.

Les torsions de la tige sur son support, de même que les variations de l'humidité interne, ne semblent pas non plus valables puisque des lianes fortement tordues et croissant dans les mêmes conditions climatiques n'ont pas d'anomalie (*Pycnanthus Dinklagei*, Myristicacées) et que des racines souterraines soumises aux mêmes forces que les racines voisines ont les mêmes anomalies et les mêmes déchirures que les tiges.

L'unique cause visible de la fragmentation de l'anneau ligneux axial et du bois périaxial est donc le tissu de dilatation. Mais il est préférable de ne pas employer le terme de « pénétration » de ce parenchyme, car, le plus souvent, il se développe sur place. Cependant, chez *Afromendonia iodioides*, par exemple, il peut y avoir pénétration de parenchyme dans une fente préexistante. Cette fente a toujours pour origine du parenchyme développé en direction tangentielle à un autre niveau, et ce parenchyme a provoqué la disjonction des rangées de fibres des niveaux supérieurs et inférieurs. Des cellules de parenchyme, provenant des tissus celluloseux du fond des sillons ou de la moelle, s'avancent alors dans la fente et peuvent contribuer à en écarter les bords (fig. 51 à 53). Le terme du « tissu de dilatation » peut donc servir à désigner ce parenchyme, mais nous lui préférons les expressions « parenchyme tangentiel » ou « parenchyme radial » suivant la direction principale de son accroissement observé sur des coupes transversales).

Le développement de ce parenchyme est induit par des causes encore inconnues ou, plus exactement, il fait partie de l'espèce considérée : c'est un phénomène génétique sur lequel les conditions extérieures ont une influence très faible (1).

Dans ce qui précède, nous avons considéré uniquement la fragmentation du bois, ce qui correspond aux anomalies les plus spécialisées, mais il existe des structures anormales chez les plantes dressées, et ces développements particuliers ont aussi des causes internes.

Chaque espèce de liane a donc sa structure propre, de même qu'une Phanérogame quelconque a une forme de feuille particulière.

(1) Elles peuvent, par exemple, avancer ou retarder un peu la date d'apparition de l'anomalie.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les structures anormales des lianes ont suscité de nombreuses recherches à la fin du xix^e et au début du xx^e siècle. La plupart des auteurs ont étudié des échantillons provenant d'Amérique du Sud et les espèces africaines restaient presque inconnues.

L'inventaire des lianes à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale nous a conduit à suivre le développement anatomique des tiges de cent huit espèces appartenant à vingt et une familles. L'anatomie de la plupart de ces espèces était encore inconnue. Parfois, le Genre n'avait pas été décrit (*Agelaea*, *Santaloides*, *Spiropetalum*, *Triaspis*, *Flabellaria*, *Salacighia*, *Prevostea*, *Bonamia*), ou le type d'anomalie que nous avons observé n'y avait pas été cité (*Combretum*). Des structures sont même nouvelles pour la Famille (Combrétacées), et aucune anomalie n'avait encore été observée dans la famille des Passifloracées, alors que les axes de deux espèces d'*Adenia* sont nettement anormaux.

Toutes les structures anormales correspondent à une croissance en épaisseur atypique des tiges. Elles sont dues à un fonctionnement irrégulier de la zone génératrice libéro-ligneuse, phénomène suivi, dans plusieurs cas, d'un développement considérable de parenchyme.

Toutes les anomalies observées parmi les lianes peuvent être réparties en sept catégories que nous considérons comme autant de groupes anatomiques.

1° *Tiges aplaties et lobées*. — L'activité cambiale cesse en deux ou plusieurs points. En chacun de ces endroits, une seule cellule cambiale est touchée à l'origine, puis l'anomalie se transmet progressivement aux cellules voisines, ce qui entraîne la formation d'un nombre variable de lobes ligneux.

2° *Tiges sillonnées*. — Cet arrêt de l'activité cambiale affecte plusieurs cellules à la fois et se répète indéfiniment par paliers successifs. A chaque niveau d'arrêt de la production du bois, le liber continue à se différencier pendant un temps plus ou moins long suivant les espèces. En coupe transversale, le bois est creusé de sillons profonds garnis de liber et de parenchyme provenant des rayons.

3° *Tiges ponctuées*. — Les arcs d'interruption de l'activité cambiale deviennent très nombreux à chaque niveau de la croissance en épaisseur. Leur longueur est faible et le liber qu'ils produisent est bientôt recouvert

par un cambium complémentaire qui différencie bois et liber et rétablit leur continuité à la périphérie du cylindre central. En section transversale, le bois est ponctué de nombreux îlots libériens.

4° *Tiges à anneaux concentriques.* — L'anomalie cambiale se propage rapidement entre les arcs anormaux et gagne toute la périphérie de la tige. Les arcs cambiaux apparus dans les couches externes du liber se rejoignent et produisent une nouvelle zone cambiale continue. L'activité de ce cambium aboutit à la formation d'un anneau libéro-ligneux concentrique au précédent et extérieur à lui. Lorsque sa croissance est près de se terminer, il est, à son tour, recouvert par un complexe semblable à lui et, en section transversale, la tige apparaît constituée par des anneaux successifs de bois et de liber.

5° *Tiges à bois déchiré.* — Des cellules de rayons, encore vivantes malgré leurs parois lignifiées, augmentent de volume, se divisent et provoquent la fissuration de la masse ligneuse. Ces tiges à bois déchiré ont souvent une croissance irrégulière du bois et du liber, et sont aplaties.

6° *Tiges à bois dispersé.* — La reprise d'activité de quelques cellules lignifiées entraîne la formation d'un tissu de dilatation qui atteint un grand développement et éloigne les uns des autres les nombreux fragments libéro-ligneux. Des arcs cambiaux surnuméraires donnent naissance à des faisceaux inverses à la périphérie de la moelle, puis à des faisceaux directs sous le péricycle. Des segments cambiaux apparaissent aussi en direction radiale dans le parenchyme de dilatation. Dans ces tiges à bois dispersé, le bois et le liber ne suivent plus les lois normales de la différenciation et les tissus conducteurs sont noyés dans des masses importantes de parenchyme.

7° *Tiges à faisceaux périphériques.* — La croissance en épaisseur des tiges est anormale dès l'origine : des îlots de tissu conducteur restent extérieurs à l'anneau de faisceaux. Chacun de ces massifs externes a son développement propre autour d'un tissu tenant la place de la moelle. Il ne garde pas cette position sur toute la longueur de la plante, mais se sépare à un nœud donné du cylindre ligneux normal et se refond en lui à plusieurs nœuds de distance. Les tiges à faisceaux périphériques existent uniquement chez des Sapindacées.

Dans ces diverses anomalies de structure, les faisceaux conducteurs font tous partie du cylindre central, mais il est parfois difficile d'assurer si les cambiums naissent dans le liber ou dans les couches internes parenchymateuses du péricycle. Dans une seule famille de lianes, les Ménispermacées, les cambiums apparaissent immédiatement à l'extérieur du péricycle, mais, dans ce cas, il se différencie un anneau sclérifié sur la face externe de chaque zone libérienne.

Dans chacun de ces groupes d'anomalies (excepté le dernier), les structures varient d'une espèce à l'autre. De nombreuses divergences sont peu importantes : disposition rayonnée plus ou moins régulière des sillons libériens, anneaux libéro-ligneux successifs à sillons profonds ou, au contraire, d'épaisseur égale sur toute leur périphérie ; chaque anneau peut être constitué par du bois et du liber continu ou divisés en faisceaux séparés par des cellules de parenchyme lignifié ou non ; les diverses zones libéro-ligneuses peuvent provenir d'arcs cambiaux très courts et, dans ce cas, le bois et le liber sont réduits à de petits massifs largement séparés les uns des autres. La fragmentation et la dispersion du bois périaxial ne sont pas toujours accompagnées de celles de l'anneau ligneux axial. Toutes ces variations donnent des aspects différents aux sections des tiges ; cependant, elles ne sont pas fondamentales.

Par contre, pour des tiges d'aspect analogue, il existe des développements tout à fait différents. Les îlots de liber interligneux ont une différenciation centripète ou centrifuge suivant les familles.

Des espèces ont des structures intermédiaires entre deux types, particulièrement dans la famille des Hippocratéacées. Des tiges appartiennent pendant une longue période au second groupe, puis les sillons s'élargissent et des arcs cambiaux donnent naissance à quelques massifs ligneux, faisant passer tardivement l'espèce dans le quatrième groupe. Dans d'autres cas, les premières formations libériennes sont en anneau continu, tandis que les suivantes sont réduites à des îlots du type *Strychnos*. JOSHİ a admis, dans le cas des Amarantacées, que l'évolution avait agi dans le sens de la réduction des cambiums secondaires à des segments de plus en plus petits. Cette théorie appliquée aux Hippocratéacées indique, comme espèces les plus évoluées, celles à tiges ponctuées (*Salacighia Malpighioides* et *Salacia Zenkeri*). Il est alors possible d'admettre une évolution des structures anormales dans le sens tiges sillonnées, tiges à anneaux concentriques, tiges ponctuées. Les autres caractères anatomiques tels que la qualité et les dimensions des cellules sont trop voisins dans les diverses espèces d'Hippocratéacées pour appuyer nettement cette hypothèse.

Les tiges ponctuées et les tiges sillonnées, de même que toutes les autres structures, existent dans des ordres variés et la répartition des anomalies n'a pas de relation avec la taxonomie. Cependant, l'anomalie la plus caractéristique, la dispersion du bois, atteint son plus grand développement chez les Tubiflores.

Dans une famille, les lianes ont parfois toutes la même structure ; d'autres fois, les structures anormales sont différentes suivant les genres. Cette hétérogénéité se manifeste aussi au niveau du genre dans lequel peuvent coexister des espèces à croissance en épaisseur normale et des anomalies variées.

La plupart des anomalies ne sont pas limitées aux lianes et existent dans des tiges et des racines d'espèces voisines des lianes, ou même dans des familles ne comptant pas de plantes grimpantes. Toutefois, les sillons ligneux profonds garnis de liber, et le bois déchiré et dispersé au sein d'un parenchyme de dilatation abondant n'ont été observés que chez des plantes grimpantes.

Le type biologique des lianes n'influe pas sur leur structure, et des tiges fortement tordues sur elles-mêmes ont une croissance en épaisseur simplement dissymétrique. L'anomalie la plus caractéristique, la dispersion du bois, est limitée aux grosses lianes à tiges volubiles.

Les anomalies dans la croissance en épaisseur des tiges ou des racines, dues à une activité particulière des tissus générateurs ou au développement anarchique du parenchyme, ne sont influencées par aucun facteur externe, mais font partie intégrante de l'espèce considérée.

Les divers types de structures anormales que nous avons relevés parmi les lianes des forêts denses d'Afrique occidentale avaient déjà été décrits dans d'autres genres ou espèces. Nous nous sommes attachée à suivre attentivement l'évolution de chaque anomalie par l'étude de tiges ou de racines d'âges variés ; cela nous a permis de préciser certains points tels que les modalités de fragmentation des massifs ligneux, de développement du parenchyme de dilatation, et d'apparition des segments cambiaux surnuméraires.

Cette étude a fait ressortir les structures propres aux lianes et a montré l'indépendance des anomalies vis-à-vis des facteurs externes. Les facteurs internes qui modifient l'activité des zones cambiales et provoquent le développement du parenchyme restent encore à trouver. La connaissance précise des structures anatomiques servira de base aux recherches futures sur la biologie et la physiologie des lianes ligneuses des forêts denses d'Afrique Occidentale.

BIBLIOGRAPHIE

- ARBAUMONT (M.). — 1881. La tige des Ampélidées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 6 sér., **11**, pp. 186-255, Pl. 11 à 14).
- ARTSCHWAGER (E.). — 1920. On the anatomy of *Chenopodium album* (*Amer. Journ. of Bot.*, **7**, pp. 252-260).
- ARTSCHWAGER (E.). — 1926. Anatomy of the vegetative organs of the sugar beet (*J. Agric. Res.*, **33**, pp. 143-176).
- BAILEY (I. W.) et HOWARD (R. A.). — 1941. The comparative morphology of the Icacinaceæ (*Journ. Arnold Arbor.*, **22** : I. Anatomy of the node and internode, pp. 125-132 ; II. Vessels, pp. 171-187 ; III. Imperforate tracheary elements and xylem parenchyme, pp. 432-442 ; IV. Rays of the secondary xylem, pp. 556-568).
- BALWANT SINGH. — 1944. A contribution to the anatomy of *Salvadora persica* L. with special reference to the origin of the included phloem. (*Journ. of Indian Bot. Soc.*, **23**, 2, pp. 71-78).
- BARTH (F.). — 1896. Anatomie comparée de la tige et de la feuille des Trigoniacées et des Chaillatiacées (*Bull. Herb. Boiss.*, **4**, pp. 483-520).
- BARY (A. de). — 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. (HOFMEISTER, *Handb. d. physiol. Bot.*, **3**), Leipzig, 679 pages.
- BARY (A. de). — 1884. Traduction de BOWER (F. O.) et SCOTT (D. H.). *Comparative anatomy of the vegetative organs of the Phanerogams and Ferns*, Oxford, 675 pages.
- BERTRAND (C. E.). — 1884. Lois des surfaces libres (*Bull. Soc. Bot. de France*, **31**, pp. 1-23).
- BOUREAU (Ed.). — 1954, 1956, 1957. *Anatomie végétale*, 3 vol., Paris, 753 pages.
- BUREAU (E.). — 1864. *Monographie des Bignoniacées ou histoire générale et particulière des plantes qui composent cet ordre naturel*, Paris, 214 pages, 30 planches.
- BUREAU (E.). — 1872. Valeur des caractères tirés de la structure de la tige pour la classification des Bignoniacées (*Bull. Soc. Bot. de France*, **19**, pp. 14-20).
- CHALK (L.) et CHATTAWAY (M. M.). — 1937. Identification of woods with included phloem. (*Trop. Woods*, **50**, pp. 1-31).
- CHODAT (R.). — 1892 a. De l'origine des tubes criblés dans le bois (*Arch. Sc. Phys. et Nat.*, Genève, 3^e période, **27**, pp. 229-239).
- CHODAT (R.). — 1892 b. Anatomie des Malpighiacées du Paraguay (*Ibid.*, 3^e période, **27**, pp. 353 et suivantes).
- CHODAT (R.). — 1892 c. Nouvelles recherches sur l'origine des tubes criblés dans le bois (*Ibid.*, 3^e période, **28**, pp. 481-482).
- CHODAT (R.) et ROULET (Ch.). — 1892. Structure anormale de la tige de *Thunbergia laurifolia* (*Arch. Sc. Phys. et Nat.*, Genève, 3^e période, **27**, pp. 362-364).
- CHODAT (R.) et VISCHER (W.). — 1917. La végétation du Paraguay : V. Malpighiacées (*Bull. Soc. Bot. Genève*, série 2, **9**, pp. 55-88).
- COCKRELL (R. A.). — 1941. A comparative study of the wood structure of several South American species of *Strychnos* (*Amer. Journ. of Bot.*, **28**, pp. 32-41).
- COCKRELL (R. A.) et MONACHINO (J.). — 1947. Supplementary notes on COCKRELL's study of the wood structure of *Strychnos* (*Amer. Journ. of Bot.*, **34**, p. 44).
- CRUGER (H.). — 1850. Einige Beiträge zur Kenntnis von sogenannten anomalen Holzbildungen der Dicotylenstammes, 1 part. (*Bot. Zeit.*, **8**, pp. 97, 121, 137, 161 et 177).
- CRUGER (H.). — 1851. *Ibid.*, 2 part. (*Bot. Zeit.*, **9**, pp. 465 et 481).

- DECAISNE (J.). — 1839. *Recherches sur l'analyse et la composition chimique de la betterave à sucre* (par E. PELIGOT) et sur l'organisation anatomique de cette racine (par J. DECAISNE), Paris, 58 pages.
- DUCHAIGNE (A.). — 1951. L'ontogénie du phloème intraxylémien dans la tige de *Lebrunia bushaie* Staner (Guttifères) (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **232**, 7, pp. 646-648).
- DUCKE (A.). — 1943. New forest trees and climbers of the Brazilian Amazon (*Trop. Woods*, **76**, pp. 15-32).
- DUVIGNEAUD (P.). — 1952. Aperçu sur les sections africaines du genre *Strychnos* (Loganiacées) (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, **85**, 1, pp. 9-37).
- DUVIGNEAUD (P.), STAQUET (J.) et DEWIT (J.). — 1952. Contribution à l'étude anatomique des rameaux chez les sections africaines du genre *Strychnos* (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, **85**, pp. 39-67).
- EAMES (A. J.) et MAC DANIELS (L. H.). — 1951. *An introduction to plant anatomy*, Londres, 2^e édit., 427 pages.
- ENGLER (A.). — 1893. Ueber die Verwertung anatomischer Merkmale bei der systematischen Gliederung der Icacinaceæ (*S. B. Preuss. Akad. Wiss.*, pp. 247-269).
- ENGLER (A.). — 1903. *Syllabus der Pflanzenfamilien*, 3^e édit., 419 pages.
- FRI TSCH (F. E.). — 1902. Untersuchungen über das Vorkommen von Kautschuk bei den Hippocrateaceen (*Beihefte, Bot. Zentralbl.*, **11**, 5, pp. 283-358).
- GAUDICHAUD (BAUPRÉ, Ch.). — 1833. Observations sur quelques points de physiologie et d'anatomie comparées des végétaux et spécialement sur l'accroissement des tiges (*Arch. de Bot.*, **2**, pp. 481-500).
- GAUDICHAUD (BAUPRÉ, Ch.). — 1841. *Recherches générales sur l'organographie des végétaux*, Paris, 130 pages, 18 planches.
- GILG (E.). — 1893. Ueber die anatomie der Acanthaceengattungen *Afromendonia* und *Mendonia* (*Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **11**, pp. 361-364, Pl. 17).
- HABERLANDT (G.). — 1921 a. Ueber Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone (*Abh. Preuss. Akad. Wiss., math.-phys. Kl.*, **8**, pp. 221-234).
- HABERLANDT (G.). — 1921 b. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen (*Beitr. z. allg. Bot.*, **2**, pp. 1-53).
- HEIDEN (H.). — 1893. Anatomische Charakteristik der Combretaceen (*Bot. Centralbl.*, **55**, pp. 353-414).
- HÉRAIL (J.). — 1885 a. Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 7 série, **2**, pp. 203-314, 6 planches).
- HÉRAIL (J.). — 1885 b. Note sur l'anatomie de la tige des *Strychnos* (*Bull. Soc. Bot. France*, 2 série, **7**, pp. 92-95).
- HÉRAIL (J.). — 1886. Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones (*Thèse*, Paris, 110 pages, 6 planches).
- HESS (R. W.). — 1950. New genera of american woods (*Trop. Woods*, **96**, pp. 50-55).
- HOLTERMANN (C.). — 1893. Beiträge zur Anatomie der Combretaceen (*Dissert. Bonn*, 47 pages, 2 planches).
- HUTCHINSON (J.) et DALZIEL (J. M.). — 1927. *Flora of West Tropical Africa*, Londres 2 vol., 1 174 pages.
- INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS, COMMITTEE ON NOMENCLATURE. — 1933. Glossary of terms used in describing woods (*Trop. Woods*, **36**, pp. 1-12).
- INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS, COMMITTEE ON NOMENCLATURE. — 1937. Standard terms of length of vessel members and fibres (*Trop. Woods*, **51**, p. 21).
- INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS, COMMITTEE ON NOMENCLATURE. — 1939. Standard terms of size for vessel diameter and ray width (*Trop. Woods*, **59**, pp. 51-52).
- JOSHI (A. C.). — 1935. Secondary thickening in the stem and root of *Stellera chamaejasme* Linn. (*Proc. Indian Acad. Sc.*, **2**, 5, pp. 424-436).
- JOSHI (A. C.). — 1937. Some salient point in the evolution of the secondary vascular cylinder of Amarantaceæ and Chenopodiaceæ (*Amer. Journ. of Bot.*, **24**, pp. 3-9).

- JOYEUX-MOLLINEDO (B.). — 1936. Contribution à l'étude des Strychnées d'Indochine et, en particulier, du *Strychnos Nux-blanda* et du « Hoang-Nan » (Thèse de Doct. Pharmacie, Paris).
- JUMELLE (H.). — 1897. Étude anatomique du *Cissus gongylodes* (Rev. Gén. de Bot., **19**, pp. 129-149).
- JUSSIEU (A. DE). — 1843. Monographie de la famille des Malpighiacées ou exposition des caractères de cette famille des plantes, des genres et espèces qui la composent (Arch. Mus. d'Hist. Nat., Paris, **3**, pp. 151 et 368).
- KEAY (R. W.) et MIÈGE (J.). — 1955. *Neostachyanthus occidentalis* KEAY et MIÈGE, nouvelle espèce d'Icacinacée d'Afrique occidentale (Bull. Jard. Bot. de l'État, Bruxelles, **25**, 4, pp. 271-279).
- KRIBS (D. A.). — 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of Dicotyledons (Bot. Gaz., **96**, pp. 547-557).
- LASCHEVSKI (V.). — 1925. On the liane structure in the subterrean stem of *Daphne Julia* K. Pol. (Bull. Soc. Nat. Voronège, 1).
- LEANDRI (J.). — 1928. Structure particulière du rhizome d'un *Daphne* (Bull. Soc. Bot. de France, **75**, pp. 243-248).
- LEANDRI (J.). — 1930. Recherches anatomiques sur les Thymélacées (Ann. Sc. Nat. Bot., 10 série, **12**, pp. 125-237).
- LEANDRI (J.). — 1931. Observations sur les rhizomes à structure anormale de quelques espèces africaines de *Gnidia* (Bull. Soc. Bot. de France, **78**, pp. 307-312).
- LEBRUN (J.). — 1937. Observations sur la morphologie et l'écologie des lianes de la forêt équatoriale du Congo (Bull. Inst. Roy. Col. Belge, **8**, 1, pp. 78-87).
- LEISERING (B.). — 1899. Ueber die Entwicklungsgeschichte der interxylären Leptoms bei den Dicotyledonen (Dissert. Berlin, 52 pages, 2 planches, extrait dans Bot. Centralbl., **80**).
- MAIGE (A.) et GATIN (C. L.). — 1902. Sur la structure des racines tuberculeuses de *Thrinicia tuberosa* (C. R. Acad. Sc. Paris, **134**, p. 302).
- MANGENOT (G.). — 1951. Sur les *Neuropeltis* et les *Prevostea* de la Côte-d'Ivoire : I. Les *Neuropeltis* (Rev. de Bot. Appl., **347-348**, pp. 516-523).
- METCALFE (C. R.) et CHALK (L.). — 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*, Oxford, 1 500 pages.
- METTENIUS (G.). — 1846. Einige Beobachtungen ueber den Bau den Bignonieen (Linnæ, **19**, pp. 567-582).
- MIÈGE (J.). — 1955. Une nouvelle espèce d'Icacinacée de Côte-d'Ivoire, *Pyrenacantha Mangenotiana* J. Miège (Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, **17**, série A, 1, pp. 7-11).
- MIRBEL (M. DE BRISSÉAU). — 1828. Note sur l'organisation de la tige d'un très vieux *Calycanthus floridus* du potager royal de Versailles (Ann. Sc. Nat. Bot., 1 série, **14**, p. 367, Pl. 13).
- MOROT (L.). — 1885. Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames (Ann. Sc. Nat. Bot., 6 série, **20**, pp. 217-309).
- MUELLER (F.). — 1866. Ueber das Holz einiger um Desterro wildwachsender Kletterpflanzen (Bot. Zeit., **24**, pp. 57-69, Pl. 3).
- MULLAN (D. P.). — 1933. Observations on the biology and physiological anatomy of some Indian halophytes (Journ. of Indian Bot. Soc., **12**, pp. 165-182 et pp. 235-253).
- MULLENDERS (W.). — 1947. L'origine du phloème interxylémien chez *Stylidium* et *Thunbergia*. Étude anatomique (La Cellule, Louvain, **51**, pp. 7-48).
- NAEGELI (C.). — 1858. Ueber das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen (Beitr. z. Wiss. Bot., Heft **1**, Leipzig, 162 pages, 19 planches).
- NAEGELI (C.). — 1868. Dickenwachstum des Stengels und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen (Beitr. z. Wiss. Bot., Heft **4**, Leipzig, pp. 1-67).
- NETTO (L.). — 1863 a. Sur la structure anormale des tiges des lianes (Ann. Sc. Nat. Bot., 4 série, **20**, pp. 167-179).
- NETTO (L.). — 1863 b. *Ibid.*, résumé in C. R. Acad. Sc. Paris, **57**, p. 554.
- NOTTE (L.). — 1865. *Ibid.*, in Bull. Soc. Bot. France, **12**, pp. 106-115.

- NETTO (L.). — 1866. Sur la structure anormale des tiges de lianes, (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5 sér., **6**, pp. 317-322).
- NICOLAS (G.). — 1913. Remarques sur la structure des organes souterrains du *Thrinicia tuberosa* D. C. (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, **4**, pp. 9-16).
- NIESEMANN (H. W.). — 1927. Das anormale Dickenwachstum von *Mendoncia Velloziana* Mart. und *Afromendoncia Lindaviana* Gilg. (*Dissert. Berlin*, 53 pages, et *Bot. Zbl.*, **12**, p. 260).
- NORMAND (D.). — 1942. Introduction à l'étude descriptive des bois tropicaux (extrait de *Rev. Techn. des Col.*, **1**, 1).
- NORMAND (D.). — 1946 a. L'identification des bois de la Côte-d'Ivoire (*L'Agron. Trop.*, **1**, 7-8, pp. 361-374).
- NORMAND (D.). — 1946 b. *Lexique illustré des termes utilisés dans la description des bois*, Paris, Imp. Nationale.
- PERROT (E.). — 1895. Sur le mode de formation des îlots libériens intraligneux des *Strychnos* (*Journ. de Bot.*, **9**, pp. 90-95).
- PFEIFFER (H.). — 1922. Neue Untersuchungen über abnormes Dickenwachstum einheimischer Pflanzen I (*Mark. Mikrobiol. Monatsch.*, **12**, pp. 43-46).
- PFEIFFER (H.). — 1923 a. Neue Untersuchungen ueber abnormes Dickenwachstum einheimischer Pflanzen III (*Chenopodium*) (*Schrift. Fr. Verein. Freund. Mikrosk. Berlin*, **1**, pp. 119-124).
- PFEIFFER (H.). — 1923 b. Dedifferenzierungen bei atypischen Dickenzuwachs von Pflanzen (*Biolog. Zentrall.*, **43**, pp. 528-534).
- PFEIFFER (H.). — 1923 c. Neue Untersuchungen ueber abnormes Dickenwachstum einheimischer Pflanzen IV (*Beta vulgaris*) [*Schrift. Fr. Verein. Freund. Mikrosk. Berlin*, **1**, pp. 217-222].
- PFEIFFER (H.). — 1925 a. Beiträge zur Kenntnis entwicklungsmechanischer metazytischer Potenzen der pflanzlichen sekundären Rinde (*Biolog. Zentrall.*, **45**, pp. 56-64).
- PFEIFFER (H.). — 1925 b. *Grundlinien zur Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe* Berlin, 99 pages.
- PFEIFFER (H.). — 1925 c. Studien zur entwicklungsmechanischen (kausalen) Anatomie von Folgemeristemen der Pflanzen (*Abh. Nat. Ver. Brem.*, **26**, pp. 73-97).
- PFEIFFER (H.). — 1925 d. Ueber die Wasserstoffionenkonzentration (H.) als Determinationsfaktor physiologischer Gewebe geschehen in der Sekundärrinde der Pflanzen (*New Phytolog.*, **24**, pp. 65-98).
- PFEIFFER (H.). — 1926. Das abnorme Dickenwachstum (in LINSBAUER (K.), *Handbuch der Pflanzenanatomie*, Berlin, Bd. **9**, 272 pages).
- PRIESTLEY (J. H.) et PEARSALL (W. H.). — 1923. Meristematic tissues and protein isoelectric points (*New Phytolog.*, **22**, pp. 185-191).
- RADLKOFE (L.). — 1858. Ueber das anormale Wachstum des Stammes bei Menispermaceen (*Flora*, **41**, pp. 193-206, traduit in *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4 série, **10**, pp. 164-180).
- RADLKOFE (L.). — 1868. On the structural peculiarities of certain Sapindaceous plants (*Rep. Brit. Ass. Advanc. of Sc.*, Norwich, pp. 109-111).
- RADLKOFE (L.). — 1875. *Monographie der Sapindaceengattung Serjania*, Munich.
- RADLKOFE (L.). — 1883 a. Ein Beitrag zur afrikanischen Flora (*Abh. Nat. Ver. Bremen*, **8**, pp. 369-442).
- RADLKOFE (L.). — 1883 b. *Ueber die Methoden in der Botanischen Systematik insbesondere die anatomische Methode*, Munich, 64 pages.
- RADLKOFE (L.). — 1890. Ueber die Gliederung der Familie der Sapindaceen (*Sitzber. d. k. bayer. Acad. d. Wiss. Munich*, **20**, pp. 105-379).
- RECORD (S. J.). — 1933. The woods of *Rhabdodendron* and *Duckeodendron* (*Trop. Woods*, **33**, pp. 6-10).
- RECORD (S. J.). — 1936. Classification of various anatomical features of dicotyledonous woods (*Trop. Woods*, **47**, pp. 12-27).

- RECORD (S. J.). — 1938 *a*. The american woods of the orders Celastrales, Olacales and Santalales (*Trop. Woods*, **53**, pp. 11-38).
- RECORD (S. J.). — 1938 *b*. American woods of the family Loganiaceæ (*Trop. Woods*, **56**, pp. 9-13).
- RECORD (S. J.). — 1944. Miscellaneous notes in tropical american woods (*Trop. Woods*, **79**, pp. 1-5).
- RECORD (S. J.) et CHATTAWAY (M. M.). — 1939. Liste des caractères anatomiques utilisés dans la classification des bois des Dicotylédones (*Trop. Woods*, **57**, pp. 11-16).
- RECORD (S. J.) et HESS (R. W.). — 1943. *Timbers of the New World*, New Haven, 640 pages.
- ROBINSON (B. L.). — 1889. Beiträge zur Kenntniss der Stammanatomie von *Phytocrene macrophylla* Bl. (*Dissert. Strasbourg*, extrait in *Bot. Zeitg.*, **47**, pp. 645-657).
- ROBINSON (B. L.). — 1890. On the stem structure of *Iodes tomentilla* and certain other Phytocreneæ (*Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 1 série, **8**, 27 pages, 2 planches).
- ROULET (Ch.). — 1893. Résumé d'un travail d'anatomie comparée systématique du genre *Thunbergia* (*Bull. Herb. Boiss.*, **1**, pp. 370-386).
- ROULET (Ch.). — 1894 *a*. Recherches sur l'anatomie du genre *Thunbergia* (*Labor. Bot. Univ. Genève*, 2 séries, **5**, p. 298 et suivantes).
- ROULET (Ch.). — 1894 *b*. Recherches sur l'anatomie comparée du genre *Thunbergia* (*Bull. Herb. Boiss.*, **2**, pp. 259 à 326 et 342-383).
- ROUSSEAU (D.). — 1928. Contribution à l'anatomie comparée des Pipéracées (*Arch. de l'Inst. Bot. de l'Univ. de Liège*, **7**, pp. 1-44, 12 planches).
- RUSSEL (W.). — 1937. Étude anatomique de la tige et de la feuille de *Milletia Barteri* (*Rev. Bot. Appl.*, **17**, pp. 746-748).
- SAUVAN (L.). — 1895. Sur le mode de formation des îlots libériens intraligneux de *Strychnos Nux-vomica* (*Journ. de Bot.*, **9**, 266-273).
- SAUVAN (L.). — 1896. Des Loganiacées (*Thèse de Doct. Univ. Pharmacie*, Montpellier).
- SCHENCK (H.). — 1893. Beiträge zur Anatomie der Lianen (*Schimper's bot. Mith. aus den Tropen*, Heft 5, Iéna, 291 pages, 12 planches).
- SCHENCK (H.). — 1895. Ueber die Zerkluftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen (*Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot.*, **27**, pp. 580-612, Pl. 20 et 21).
- SCHLEIDEN (M. J.). — 1861. *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik dgl.* **4**, Aufl. **2**, Leipzig, 564 pages.
- SCHMITZ (Fr.). — 1874. Ueber die anatomische Struktur der perennierenden Convolvulaceenwurzeln (*Sitz-Ber. naturf. Ges. Halle*, Juli, pp. 676-686).
- SCHÖBER (E.). — 1885. *Adatok a Calonyctos speciosum Choisy. boncz-és szovettani ismeretéhez*, Budapest, 41 pages, 6 planches.
- SCHUMANN (K.). — 1895. Asclepiadaceæ (in ENGLER et PRANTL, *Naturl. Pflanzenfam.*, **4**, **2**, p. 192).
- SCOTT (D. H.) et BREBNER (G.). — 1889. On the anatomy and histology of *Strychnos* (*Ann. of Bot.*, **3**, pp. 275-302, Pl. 18 et 19).
- SCOTT (D. H.) et BREBNER (G.). — 1891. On internal phloem in the root and stem of Dicotyledons (*Ann. of Bot.*, **5**, pp. 259-300, Pl. 18 à 20).
- SMITH (A. C.). — 1940. The american species of Hippocrateaceæ (*Brittonia*, **3**, **3**, pp. 341-555).
- SOLEREDER (H.). — 1885. *Ueber den systematischen Werth der Holzstruktur*, Munich, 264 pages.
- SOLEREDER (H.). — 1889. Vergleichende Anatomie der Aristolochiaceen (*Engl. Bot. Jahrb.*, **10**, pp. 410-524, Pl. 12 à 14).
- SOLEREDER (H.). — 1896. *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*, Stuttgart, 984 pages.
- SOLEREDER (H.). — 1908. *Ibid. (suite)*, Stuttgart, 422 pages.
- TCHOUPROFF (O.). — 1895. Quelques notes sur l'anatomie systématique des Acanthacées (*Bull. Herb. Boiss.*, **3**, pp. 550-560).
- TCHOUPROFF (O.). — 1897. Étude sur les causes qui déterminent le fractionnement

- du bois axial chez *Mendoncia Schomburgkiana* Nees et sur l'origine et le développement des tissus cicatrisants (*Ibid.*, **5**, pp. 326-365).
- TIEGHEM (Ph. VAN). — 1891 *a*. Sur les tubes criblés extra-libériens et les faisceaux extra-ligneux (*Journ. de Bot.*, **5**, pp. 117-128).
- TIEGHEM (Ph. VAN). — 1891 *b*. *Traité de Botanique*, 2^e édition, Paris, 1 031 pages.
- TIEGHEM (Ph. VAN). — 1892. Structure des *Aquilaria* (*Journ. de Bot.*, **6**, pp. 217-219).
- TREIBER (K.). — 1891. Ueber den anatomischen Bau des Stammes von Asclepiadaceen (*Dissert. Heidelberg*, in *Bot. Centralbl.*, **48**, p. 209 et suivantes, 2 planches).
- TROUPIN (G.). — 1949. Contributions à l'étude des Ménispermacées africaines, I (*Bull. Jard. Bot. État Bruxelles*, **19**, 4, pp. 409-435).
- VESQUE (J.). — 1875. Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 6 série, **2**, pp. 82-198, 3 planches).
- WARBURG (O.). — 1893. Ueber den Einfluss der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhaltes (*Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **11**, pp. 425-441).
- WESTERMAIER (M.) et AMBRONN (H.). — 1881. Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen (*Flora*, **64**, pp. 417-430).
- WILSON (C. L.). — 1924. Medullary bundle in relation to primary vascular system in Chenopodiaceæ and Amaranthaceæ (*Bot. Gaz.*, **78**, pp. 175-199).
- WITTE (L.). — 1886. Ueber den Bau des Holzes einiger Lianen (*Dissert. Freiburg i. Br. et Kiel*, **44** pages, 1 planche).

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE DE LA FLEUR ET DU FRUIT DES ASCLÉPIADACÉES

Vu et approuvé :

Paris, le 30 Novembre 1957.

Le Doyen de la Faculté des Sciences :

I. PÈRES

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie

de Paris

Jean SARRAILH

